

HUITIÈME CONGRÈS
INTERNATIONAL
DE BOTANIQUE

PARIS 1954

COMPTES RENDUS DES SÉANCES

ET

RAPPORTS ET COMMUNICATIONS

DÉPOSÉS LORS DU CONGRÈS

DANS LA SECTION 13

SECTION 13

BOTANIQUE FORESTIERE

I. — Botanique forestière générale

Présidents d'honneur : Prof. D. V. BAXTER (Ann Arbor), Prof. A. PAVARI (Firenze).

Président : Prof. E. BJORKMAN (Stockholm).

Vice-Présidents : Dr W. Ph. K. FINDLAY (Aylesbury), Dr A. GALOUX (Groenendal), Dr Lee M. HUTCHINS (Washington), Prof. V. KUJALA (Helsinki).

Organisateurs : Prof. Ph. GUINIER (Paris), Prof. R. ROL (Nancy).

Secrétaires de séance : P. BOUVAREL (Nancy), M. JACAMON (Nancy) et J. POURTET (Nancy).

SÉANCE DU 2 JUILLET, 15 H. 30

La séance est ouverte par M. le Directeur GUINIER, membre de l'Institut ; il définit la Botanique forestière, science qui touche à toutes les sections de la Botanique générale, et regrette que beaucoup de botanistes n'accordent pas plus d'intérêt à l'étude des arbres ; la connaissance des végétaux ligneux, aux points de vue systématique, anatomique et physiologique, présente encore de graves lacunes. Il cède la présidence au Prof. E. BJORKMAN, qui remercie les organisateurs de la section et ouvre les débats.

I. — APPLICATIONS DE LA GENETIQUE A LA SYLVICULTURE ET AU REBOISEMENT

G. SYRACH LARSEN : *Forestry and genetics*. (Rapport présenté par B. SOEGAARD, vol. préliminaire, sect. XIII, p. 1).

W. von WETTSTEIN-WESTERHEIM und **H. GRULL** : *Das photoperiodische Verhalten von Kiefernherkünften* (*Pinus silvestris* L.). (Présenté par H. WAGNER, vol. préliminaire, p. 17).

RESISTANCE DE QUELQUES ESPECES DE *PSEUDOTSUGA* AU *PHAEOCRYPTOPUS GAUMANNI* (ROHDE) PATRAK

par Mlle Y. DE FERRE

Laboratoire Forestier, Toulouse

La brusque aggravation au cours de l'année 1953 des dégâts causés par le *Phaeocryptopus Gaumanni* sur les *Pseudotsuga* plantés dans les Pyrénées françaises a été particulièrement sévère à l'arboretum de Jouéou. On peut attribuer cette aggravation aux conditions climatiques de l'hiver 1952-53 dans cette région : longue durée de l'enneigement avec très beau temps, donc sol froid et forte réverbération entraînant un déséquilibre entre l'absorption et la transpiration. Ces conditions que les arbres sains ont bien supportées ont été très défavorables aux arbres déjà affaiblis par la maladie.

Les variations dans le degré de résistance sont allées de l'immunité totale à l'absence complète de résistance (mort de l'arbre). Le plus souvent on observait l'un des états intermédiaires suivants :

- feuilles jaunes, couvert léger ;
 - seules les feuilles de l'année persistent sur l'arbre mais la flèche reste vivante ;
 - flèche morte, seuls les rameaux de la base restent verts.
- En 1954 l'attaque a regressé, en ce sens qu'il n'y a pas eu de nouveaux cas de mort ou de flèche desséchée.

Mes observations ont porté sur 62 individus appartenant à 7 espèces américaines, dont certaines sont représentées par plusieurs lots différents. La place me manque pour donner ici les indications d'âge et d'origine, ainsi que le détail des observations. Je me bornerai à mettre en lumière les quelques conclusions qui m'ont paru intéressantes .

Influence de la taille de l'arbre

Un premier fait se dégage de ces observations : les individus mesurant moins d'un mètre ne sont jamais atteints. Au-dessus, la sensibilité au parasite apparaît et augmente avec la taille chez les individus sensibles. Il semble que cette immunité soit bien le fait de la taille et non pas de l'âge : en effet, un lot de 5 *P. glauca* de même origine et de même âge est composé de 3 individus de plus de 2 m. très atteints ; un de 1 m. 80 moins atteint ; le cinquième de 1 m. 50 encore indemne.

Je pense qu'il faut attribuer ce fait, en partie tout au moins, à la protection de la couche de neige jusqu'à ce niveau, en hiver.

L'hypothèse est confirmée par l'observation suivante; sur deux *P. caesia* de même âge et de même origine, plantés côte à côte, l'un a séché sur la moitié de sa hauteur, et achève de mourir; l'autre couché par accident a passé l'hiver sous la neige; il n'a pas été atteint.

Influence de l'âge

D'après mes observations les arbres de moins de 6 ans ne sont pas atteints, mais comme nous venons de le voir, cela tient peut-être à leur petite taille. Différents auteurs signalent que les plantations au-dessous de 25 ans sont plus atteintes que les plantations âgées. D'après cela c'est entre 10 et 25 ans que la sensibilité au parasite serait la plus grande.

Sensibilité des différentes espèces

1) LES « DOUGLAS BLEUS » : Les résultats satisfaisants de *P. Flahaulti* ELOUS ne prouvent rien. Cette espèce a une croissance très lente, et c'est probablement à leur petite taille que ces individus doivent leur bonne santé actuelle. La preuve en est que les individus de moins d'un mètre sont indemnes, tandis que ceux de plus de 1 m. (même âge, même origine) commencent à être attaqués.

P. glauca MAYR est connu pour être une espèce très sensible à cette maladie. Nos observations confirment cette donnée. Sur quatre lots différents, aucun n'est indemne.

2) LE « DOUGLAS GRIS » : *Pseudotsuga caesia* (SCHWERIN) FLOUS, est réputé très sensible au *Phaeocryptopus*. Les 5 individus observés à Jouèou ne permettent pas de formuler une opinion. Il y a des différences marquées dans leur degré de résistance sans qu'on puisse déceler la cause de ces différences.

3) LES « DOUGLAS VERTS » : *P. Merrilli* FLOUS est la seule espèce résistante. Cette observation ne porte que sur 2 individus du même lot, mais elle confirme l'opinion du Pr. WILSON d'Edinburgh, spécialiste de la question.

P. Rehderi FLOUS et *P. Guinieri* FLOUS sont deux espèces sensibles.

Pseudotsuga Douglasii (LINDLEY) CARRIÈRE présente des différences marquées suivant les lots d'individus.

Ces différences de sensibilité n'ont aucun lien avec l'origine géographique. C'est donc bien à une influence de la lignée qu'il faut les attribuer.

Une au moins des lignées cultivées à Jouèou paraît totalement résistante : arbres de 15 ans et de plus de 7 m de haut indemnes de toute attaque. Toutes les autres lignées du même âge sont sensibles à des degrés divers.

Pour les lignées représentées par des individus plus jeunes il est sage de réserver notre opinion.

J. POURTET rappelle que le binôme *Ps. caesia* prête à confusion du fait qu'il recouvre deux espèces distinctes : *Ps. douglasii* Carr. et *Ps. glauca* Mayr. et des formes intermédiaires. L'arboretum de Jouèou, où Mlle de FERRÉ a fait ses observations, est une station froide et humide favorable au développement de *Ph. gaumanni*.

G. HOUTZAGERS : *Application of genetics in forestry and reforestation*. (Vol. préliminaire, p. 10).

SCOTT S. PAULEY : The photoperiodic response and its importance in tree improvement. (Vol. préliminaire, p. 13).

SÉANCE DU 3 JUILLET, 9 H.

Président : E. BJORKMAN

C. MUHLE-LARSEN : *Du rapport entre le sexe et le développement chez les arbres dioïques*. (Vol. préliminaire, p. 25).

F. W. SEITZ demande quelles pourraient être les causes de la floraison précoce de l'hybride *P. tremula* × *P. tremuloides*.

C. MUHLE-LARSEN : C'est sans doute à la fois un caractère génétique du matériel employé, et aussi une réponse à un milieu et à un traitement particulier (recépage la 2^e année, puis plantation dans un sol très sec et pauvre).

J. CHARDENON demande des précisions sur la proportion des arbres hermaphrodites dans les populations étudiées.

C. MUHLE-LARSEN : Ce nombre varie avec les populations. Signale qu'il a observé des fleurs sur des boutures de 1 an de *P. deltoïdes* var. *angulata*.

C. MUHLE-LARSEN : *Etude relative aux variations de la grandeur des stomates dans le genre Populus*. (Vol. préliminaire, p. 26).

H. van VLOTEN demande des précisions sur la variation constatée dans la grandeur des stomates, dans une même espèce, et notamment si la grande variabilité constatée chez *P. tremuloides* vient d'une variation individuelle d'arbre à arbre.

C. MUHLE-LARSEN : La grandeur des stomates varie aussi bien d'un arbre à un autre dans une même population, que d'une feuille à une autre

sur le même arbre. Cette variation est très élevée pour les feuilles de petites dimensions, qui n'ont pas encore atteint leur plein développement; elle est beaucoup plus faible sur les feuilles de grandeur normale, qui seules doivent être utilisées pour des mesures de stomates. Il faut examiner un grand nombre de feuilles pour préciser la variation caractéristique d'une espèce.

A. de JAMBLINNE DE MEUX demande si l'on peut constater des différences dans la grandeur des stomates suivant l'origine des trembles.

C. MUHLE-LARSEN: Pas de différence significative entre les trembles provenant de divers pays d'Europe.

F. W. SEITZ: *Die Bewertung eines Norm-abweichers aus der Graupappelmännigfaltigkeit als Züchtungsmittel.* (Vol. préliminaire, p. 28).

H. van VLOTEN demande si les arbres-mères *P. canescens*, hermaphrodites, sont diploïdes.

F. W. SEITZ: Les 10 arbres-mères hermaphrodites de Dilligen sont diploïdes; les chromosomes ont été comptés.

H. van VLOTEN: Ne faudrait-il pas distinguer, dans la descendance après autofécondation, un quatrième groupe comprenant les arbres à caractères très marqués de nanisme?

F. W. SEITZ: Il semble qu'il vaille mieux attendre encore 2 ou 3 ans et observer la croissance de tous les plants de cette population.

A. de JAMBLINNE DE MEUX demande si l'on constate une variation de la proportion de pollen diploïde suivant les années.

F. W. SEITZ: Cette proportion est constante et indépendante des conditions climatiques des années successives.

A. Fr. v. d. SCHULENBURG: *Probleme um Provenienzenfragen bei Vorwaldholzarten (Pioniere des Waldes)* (présenté par F. W. SEITZ, vol. préliminaire, p. 22).

J. POURTET: Le Robinier planté en 1635 par Jean ROBIN existe toujours au Muséum.

O. LANGLET pense que si l'on peut facilement déceler « des différences nettes » entre les races de *Betula verrucosa*, la netteté de leurs limites est plus difficile à mettre en évidence.

LE GREFFAGE DES ESPECES ARBORESCENTES CONIFERES ET SON IMPORTANCE DANS LA SELECTION

par L. F. PRAVDINE

Moscou (U.R.S.S.)

Dans les travaux de sélection des espèces arborescentes forestières il est très important d'avoir des individus des sujets fructifiants avec des cimes basses. Cette disposition de la cime fait légère la pratique de l'hybridation des espèces arborescentes, la collection du pollen des fleurs mâles et l'exécution de la pollinisation des fleurs femelles. La stimulation de la fructification des greffons a une importance non moins considérable : les greffons pris à des arbres fructifiants et greffés sur les jeunes plants âgés de 2-3 ans de la même espèce ou de l'espèce parente, commencent à fructifier normalement deux ou trois ans après le greffage.

Outre cela le sujet greffé et le greffon peuvent jouer réciproquement un rôle éducatif.

Les méthodes de greffage des conifères arborescents sont les moins développées. Cependant, si le greffage se fait à temps propice et la greffe jouit de soins scrupuleux, l'établissement des greffes, même dans des conditions naturelles, peut être très haut.

Toutes ces circonstances ont donné lieu à des expériences qui sont effectuées par l'institut de la Forêt de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S., dont les résultats sont exposés ci-dessous (1).

Le but principal de ces expériences était l'un des principes de la théorie biologique générale de l'évolution des plantes par stades, c'est-à-dire que les cellules de tissu de différentes parties de l'organisme, au point de vue de l'évolution par stades, possèdent des qualités différentes, et que les parties différentes de la tige peuvent avoir les différents stades de l'évolution. C'est pourquoi les greffons, pris à des sujets fructifiants, commencent à fructifier très rapidement, tant que les changements (de l'accroissement) résultant de la théorie de l'évolution par stades dans l'organisme sont inconversibles.

(1) Ces expériences sont dues à la collaboratrice scientifique de l'Institut de la Forêt de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S., A. I. SEVEROVA.

Les espèces suivantes ont été utilisées :

GREFFÉ (Sujet) :

Pinus silvestris L.
 " "
 " "
 " "
Picea excelsa Link.
 " "
 " "
Larix sibirica L.
 " "

GREFFON :

Pinus peuce Gris
 " *montana* Mill
 " *sibirica* (Rupr.) Mayr.
 " *koraiensis* Sieb. et Zuc.
Picea pungens Engelm
 " *Engelmannii* Eng.
Pinus silvestris L.
Larix dahurica L.
 " *Czekanowskii* Jzaf.

A l'endroit du contact de la greffe (du sujet) avec le greffon il se produit une différenciation des cellules du callus en trachéides, ce qui donne le bois lésioné ou blessé, qui joint le bois de deux éléments (composants) du greffage. Les systèmes conducteurs du sujet (greffé) et du greffon se joignent et les trachéides à l'endroit de la soudure sont habituellement de forme irrégulière.

La soudure des greffes des espèces arborescentes conifères non seulement entre les mêmes espèces, mais aussi entre des espèces différentes du même genre devient en 3-4 ans si solide qu'il est possible de déterminer leurs confins seulement par la couleur et l'aspect extérieur de l'écorce.

L'influence mutuelle des éléments de la greffe se manifeste très différemment. L'accroissement des greffons du pin pris à de vieux arbres et greffés sur les jeunes plants a toujours excédé l'accroissement des plants-sujets et des pousses des sujets du même âge sur la plante maternelle. C'était surtout évident sur les greffes de *Pinus korajensis*, *P. sibirica* et *Pinus peuce*, greffés sur *P. silvestris* en comparaison avec une plante ayant ses propres racines et servant de contrôle. Les aiguilles de *Pinus korajensis*, greffé sur *P. silvestris* en comparaison avec une plante ayant ses propres racines et servant de contrôle, avait une plus grande quantité de stomates de moindre dimension par unité de surface. Ainsi, le Cèdre de Corée, étant un mésophyte par son écologie, sous l'influence d'une greffe du pin ordinaire sujet a acquis certaines propriétés xérophytiques, appartenant à ce dernier.

L'intensité de la transpiration et de la photosynthèse est bien plus grande chez les greffons de pin en comparaison avec les plantes de contrôle du même âge.

Les greffons, pris à des arbres fructifiants, commençaient à fructifier normalement en 2 ou 3 ans après le greffage. La floraison et la fructification des greffons greffés sur *Pinus silvestris* ont été obtenus pour les espèces de pins suivantes : *Pinus montana*, *P. silvestris*, *P. peuce*, *P. sibirica* et *P. korajensis*.

Il est intéressant de noter qu'un Cèdre de Sibérie, âgé de 60 ans et non fructifiant, croissant dans la région de Moscou, ayant été greffé sur *P. silvestris* commença à fructifier 2 ans après le greffage.

Les greffons de *Pinus silvestris*, pris à des branches de sexe différent et greffés sur de jeunes arbres de la même espèce, ont conservé pendant 7 ans le sexe qui leur était particulier sur la plante maternelle.

Le pollen qui se développe sur les greffons est absolument viable et les graines produites par les cônes du greffon ont 60-80 % de germination.

L'acquisition de la méthode du greffage des espèces arborescentes conifères ouvre de larges possibilités pour la création d'un secteur de collection, indispensable pour les travaux de sélection. (Traduction IMCHENETZKY).

A. de JAMBLINNE DE MEUX demande à quelle époque a eu lieu le greffage.

L. F. PRAVDINE : Au printemps, après le départ de la végétation.

W. SCHMIDT : *Physiologische Teste in Keimlingsalter*. (Vol. préliminaire, p. 29).

J. V. NATIVIDADE (Alcobaça, Portugal) : *La Sélection et l'Amélioration du Chêne-Liège au Portugal*. (Texte paru dans la *Revue Forestière Française*, n° 6, juin 1954).

SÉANCE DU 12 JUILLET, 9 H.

Président : V. V. KUJALA

APPLICATION DU DOUBLEMENT DES CHROMOSOMES A L'AMÉLIORATION DES ARBRES FORESTIERS

par Sin Kyu HYUN

Suwon, Corée

Par analogie avec ce qui se passe chez de nombreux genres de plantes cultivées, la multiplication du nombre des chromosomes des arbres forestiers peut être envisagée comme moyen de produire des types nouveaux, de plus grande valeur économique.

Le traitement à la colchicine qui, grâce à des progrès récents, aboutit maintenant à la production des types polyploïdes stables, doit permettre de donner à la polyploïdie une place importante dans les programmes d'amélioration des arbres forestiers.

Le doublement des chromosomes peut être utilisé dans trois voies différentes :

1. — *Création de types d'arbres nouveaux* : à croissance rapide (tremble triploïde, tri- tétra- mixoploïde X *Pinus attenu radiata*).
2. — *Transformation d'un type triploïde stérile en type fertile* (amphitriploïde).
3. — *Création d'un hybride fertile amphidiploïde à partir d'un hybride stérile*.

Techniques de polyploïdie artificielle

1. — *Rayons X* : ne paraissent pas donner de résultats probants. Mrs EHRENBERG a cependant obtenu des trembles polyploïdes à partir de graines traitées aux rayons X.

2. — *Bombardement par les neutrons rapides* : semble donner de meilleurs résultats. K. SATO et Y. NISINA ont obtenu par ce moyen des semis anormaux de types divers, mais aucun n'a pu se développer en une forme polyploïde stable.

En général, le bombardement par les neutrons, comme les rayons X, aboutissent à des cassures de chromosomes ou des translocations, plutôt qu'à une multiplication du nombre chromosomique.

3. — *Traitement à la colchicine*. De tous les agents chimiques utilisés pour produire les polyploïdes, la colchicine (alcaloïde extrait de *Colchicum autumnale*) s'est révélé le plus efficace.

Parmi tous les procédés d'application de la colchicine, le meilleur est le trempage des graines ; cependant, tous les chercheurs ont constaté la forte tendance des polyploïdes obtenus par ce moyen à retourner très vite au type diploïde. On peut attribuer ce fait à l'écran qu'opposent les téguments et l'endosperme à la pénétration de la colchicine, si bien que l'embryon n'est pas atteint complètement et uniformément. Les cellules tétraploïdes, à division lente, sont donc plus ou moins rapidement submergées par les tissus restés diploïdes. Une technique récente, qui élimine ce défaut, a permis d'obtenir des polyploïdes stables d'arbres forestiers ; on peut employer deux procédés :

1. — *Traitement de graines en germination par la colchicine* : On peut obtenir des tétraploïdes avec de petites graines, les téguments étant fendus par la pression de l'embryon qui germe : *Alnus*, *Populus*, *Larix*, *Picea*, *Chamaecyparis*, *Pinus*, *Diploxylon*. (JOHNSON, 1950 ; ILLIES, 1952 ; KANEZAWA, 1951 ; HYUN, 1954). Les graines sont trempées dans une solution de colchicine à 0,2-0,4 % pendant 4 à 6 jours. On peut ainsi obtenir, avec les pins, jusqu'à 20 % de polyploïdes stables (HYUN, 1954).

SEMIS POLYPLOÏDES OBTENUS PAR TRAITEMENT DES GRAINES

A LA COLCHICINE

Dose de Colchicine Concentration (%)	Nombre de jours	Nombre de graines semées	Nombre de semis anormaux obtenus	% de semis anormaux	Nombre de semis polyploï- des obtenus	% de semis poly- ploï- des stables
<u>PINUS PONDEROSA</u>						
0,2	4-6	29	6	20,68	6	20,68
0,2	7-9	36	9	25,00	4	11,11
0,4	4-6	29	9	31,03	5	17,24
0,4	7-9	30	11	36,66	0	0,00
<u>PINUS JEFFREYI</u>						
0,2	4-6	17	0	0	0	0
0,2	7-9	19	3	15,78	0	0
0,4	4-6	16	0	0	0	0
0,4	7-9	24	2	8,33	0	0
<u>X PINUS ATTENURADIATA</u>						
0,2	4-6	35	13	37,14	7	20,00
0,2	7-9	44	8	18,18	0	0
0,4	4-6	32	10	31,25	1	3,12
0,4	7-8	17	3	17,64	0	0
<u>PINUS CONTORTA var. LATIFOLIA</u>						
0,2	4-6	36	19	52,77	0	0
0,2	7-9	24	8	33,33	0	0
0,4	4-6	36	22	61,11	0	0
0,4	7	12	0	0	0	0

Culture d'embryons dans une solution de colchicine : Pour les grosses graines, le traitement doit s'appliquer, soit sur l'embryon excisé placé sur un milieu de culture contenant de la colchicine, soit sur l'endosperme, et l'embryon débarrassé des téguments trempés dans une solution à 0.2 % de colchicine.

Dans le premier cas, le milieu de culture contient 1.5 % d'agar dans une solution minérale complète avec 5 % de sucrose; des oligoéléments sont nécessaires (HADDOCK, 1952). L'addition de lait de coco ou d'extrait d'endosperme au milieu de culture favorise la croissance de l'embryon de pin (HYUN, 1954).

Solution minérale complète pour culture d'embryon de pin

Ca. (NO ₃) ₂ .H ₂ O	0,111	gr.	par litre
MgSO ₄ .7H ₂ O	0,0718	gr.	"
KNO ₃	0,080	gr.	"
KCL	0,065	gr.	"
KH ₂ PO ₄	0,0125	gr.	"
KI	0,00075	gr.	"
MnSO ₄ .2H ₂ O	0,00545	gr.	"
ZnSO ₄ .7H ₂ O	0,00160	gr.	"
H ₃ BO ₃	0,00160	gr.	"
FeSO ₄	0,0025	gr.	"

Production en masse de polyploïdes. — Par trempage de graines en germination, on peut obtenir de 20 à 60 % de semis anormaux, mais un grand nombre de ces semis meurent très tôt en raison de leur système racinaire défectueux, et on n'obtient finalement que 20 % de polyploïdes stables. Leur greffage sur des semis normaux, au stade cotylédonaire, permet d'en conserver un plus grand nombre (HYUN, 1954). Les progrès récents du bouturage et du greffage des plantes ligneuses permettront de multiplier plus facilement les polyploïdes.

Fertilité des polyploïdes. — La polyploïdie s'accompagne très souvent d'une réduction, parfois presque totale de la fertilité, causée par des distributions irrégulières de chromosomes à la méiose et aussi par des perturbations dans les processus physiologiques contrôlés par ces gènes. Il existe cependant des exceptions : Une haute fertilité a été observée chez certains maïs polyploïdes ainsi que chez les *Populus* tétraploïdes (JOHNSON, 1945).

Possibilités de croisement avec des diploïdes. — Un des objectifs principaux du doublement des chromosomes est la production de triploïdes, très souvent plus vigoureux que les plants normaux. Il est plus facile de les obtenir par croisement tétraploïde × diploïde que directement. La pollinisation de *Populus* diploïde avec le pollen d'un individu tétraploïde donne une production de graines à peu près aussi bonne qu'une pollinisation normale (JOHNSON, 1945).

Mode de ségrégation. — La proportion 3/1 classique dans la F₂ d'un hybride diploïde est modifiée au détriment du phénotype récessif dans la F₂ d'un polyploïde. Par exemple, l'autofécondation d'un autotétraploïde de génotype AAaa donnera le rapport 35 A/1a sur la base d'une répartition au hasard des chromosomes, et 187 A/9a, soit à peu près 21 A/1a sur la base d'une répartition au hasard des chromatides. Les chances d'apparition du génotype récessif dans l'autofécondation d'un autotétraploïde sont donc à peu près négligeables.

A. J. RIKER and **R. F. PATTON** : *Breeding of Pinus strobus for quality and resistance to blister rust*. (Vol. préliminaire, p. 23).

B. SOEGAARD : Les boutures de *P. strobus* ont-elles été prélevées sur de vieux arbres ou de jeunes arbres ?

A. J. RIKER : Les boutures prélevées sur des arbres jeunes (4 ans) ont un pourcentage de reprise beaucoup plus élevé que celles prélevées sur de vieux arbres ; cependant, des boutures prélevées sur des arbres un peu plus vieux, soumises à une pulvérisation d'eau intermittente, ont donné 25 % de reprise.

P. BOUVAREL : A quelle époque les boutures sont-elles prélevées ?

A. J. RIKER : En août, juste après l'arrêt de la croissance.

P. BOUVAREL : A-t-on utilisé dans les croisements *P. peuce* Griseb. comme parent ?

A. J. RIKER : On préfère jusqu'à maintenant travailler avec des types résistants des espèces indigènes. Cependant, on fonde quelque espoir sur l'emploi d'espèces asiatiques (Corée, Japon, Chine) de pins à 5 feuilles, qui ont montré une grande résistance à la rouille vésiculeuse.

O. LANGLET : Importance d'une spécification rigoureuse de l'origine des semences. (Vol. préliminaire, p. 19).

VARIATION INTER ET INTRA-SPECIFIQUE DES PROCESSUS DE MATURATION DES FLEURS DANS LE GENRE *PINUS* (NOTE PRÉLIMINAIRE)

par A. de JAMBLINNE DE MEUX

Bookryk, Belgique

INTRODUCTION. — La connaissance de l'ordre de succession de la floraison de diverses espèces et écotypes dans le Genre *Pinus* est le premier stade d'un travail ultérieur de pollinisation contrôlée.

En outre, il est intéressant de savoir si les processus de maturation des fleurs peuvent être mis en relation avec les autres caractéristiques physiologiques des espèces dans le gradient géographique. La détermination du moment de la méiose en particulier, premier stade de la floraison, a été recherchée en vue d'études cytogénétiques ultérieures.

Un calendrier a donc été établi pour la succession chronologique des événements sexuels et parasexuels dans le Genre *Pinus* en Campine (N.-E. de la Belgique) au cours du printemps 1954.

L'observation n'a pas été poursuivie systématiquement mais en relation avec le travail ultérieur ; l'obstacle principal était la distance entre populations.

La succession chronologique est donnée par le stade de développement des organes observés au cours des divers coups de sonde (spécialement en vue de la détermination du début de la méiose) tandis que le vol de pollen concerne les premiers individus d'une population. Pour les fleurs femelles il s'agit spécialement du moment d'ouverture de celles-ci.

Quelques observations faites au cours des années précédentes permettent de faire certaines comparaisons qui seront discutées.

Quoique les données soient en général fort incomplètes, il nous semble cependant intéressant de les communiquer.

MATÉRIEL ET MÉTHODE. — Les observations ont porté sur 9 espèces du Genre *Pinus*, sur 13 écotypes de *P. silvestris* (Ps) et 7 de *P. nigra* ARNOLD (Pn). Le Genre *Pinus* n'étant pas autochtone, chacune des populations locales constitue un écotype inconnu par suite de l'ignorance totale de leur lieu d'origine.

Les écotypes d'origine connue, sauf le pin de Finlande, proviennent du Pijnven, lieu où fut établie une parcelle de l'expérience internationale de 1908 sur l'origine du pin sylvestre.

Les écotypes de *P. nigra* sont aussi d'origine inconnue, sauf deux dont on sait uniquement qu'elles sont de première génération en Belgique; la population parentale de l'une a été introduite à Koekelaer (plaine maritime des Flandres), l'autre sur le haut plateau de l'Ardenne (Louveigné).

L'origine des autres espèces est inconnue, il se pourrait cependant que *P. pinaster* soit de première génération en Campine.

RÉSULTATS. — Ainsi que le montre le tableau établi suivant l'ordre chronologique, on peut observer les résultats suivants :

En considérant les observations globales pour une espèce donnée, on trouve la succession suivante : *P. banksiana*, *P. silvestris* (1), *P. pinaster*, *P. rigida*, *P. nigra* ARNOLD, *P. murrayana*, *P. densiflora*, *P. montana*.

En répétant les mêmes observations pour les écotypes connus de *P. silvestris* on a successivement : Ps de Finlande, Russie, Bavière-Brandenbourg-Riga-Prusse Orientale-France, et ensuite Ecosse, puis Bulgarie et Suède.

De façon générale, la succession entre espèces est en relation avec l'origine plus ou moins septentrionale de l'espèce, sauf dans le cas de *P. pinaster*, tandis qu'au niveau des écotypes de *P. silvestris*, les pins de France et spécialement de Bavière fleurissent en même temps que des écotypes bien plus nordiques; cela pourrait être dû à un effet compensatoire de l'altitude dans le cas du pin de France.

(1) Pour Ps et Pn les individus les plus précoces et les plus tardifs ont été recherchés, ce qui fait que la durée de la floraison totale paraît un peu plus longue que pour les autres espèces où le nombre d'arbres examinés était plus restreint.

Au sein des deux espèces *P. silvestris* et *P. nigra*, plus particulièrement observées, il existe des différences nettes dans la durée de floraison.

En fait, les données globales mentionnées quant aux situations respectives dans le temps des processus de maturation traduisent une moyenne qui se constitue à partir de variations individuelles entre les arbres au sein d'une espèce ou d'un écotype aussi bien qu'entre fleurs considérées séparément. Ces variations concernent à la fois l'époque et la durée de la floraison de chacune de ces unités. Dans l'espèce nordique Ps, la durée de floraison de chaque fleur femelle (stade fleur ouverte) paraît être plus longue (2-4 jours) que chez le Pn (1-2 jours); mais la dispersion dans le temps des durées de floraison de l'ensemble des fleurs est moins étalée dans le temps pour l'espèce nordique (20 jours) que pour l'espèce méridionale (30 jours).

Il en va autrement pour les fleurs mâles, pour les individus d'une provenance nordique, la durée d'épandage du pollen de chaque fleur est courte (2 à 3 jours maximum) et la dispersion totale est de 8 jours seulement; pour les individus d'une origine méridionale au contraire, la maturation est beaucoup plus désynchronisée. Ceci résulte de deux faits: chaque fleur est proportionnellement plus grande et par conséquent, plus de temps s'écoule entre l'ouverture des anthères de la base et ceux du sommet de la fleur, et secundo, pour un même arbre, les fleurs du sommet sont ouvertes bien avant celles de la base. Il reste encore que la dispersion de la floraison individuelle des fleurs mâles, comme pour les fleurs femelles, est plus grande d'arbre à arbre chez l'espèce méridionale (20 jours).

Les mêmes phénomènes semblent se dégager de la comparaison des écotypes du pin sylvestre, en suivant apparemment les mêmes variations du Nord au Sud. Toutefois, malgré cette différenciation intra-spécifique, l'espèce dans son ensemble présente une floraison plus synchronisée à l'endroit de nos observations que l'espèce Pn.

Des variations similaires au cours des années des rapports respectifs de temps de floraison à un endroit déterminé entre espèces et écotypes ont été observées par DENGLE, quoique les différences fussent d'amplitude moindre en Prusse qu'en Campine.

Un même ordre de succession dans la floraison (N.S.) a été observé par MARCET en 1952 en relation avec l'origine géographique des écotypes. Le gradient y était même plus net, des exceptions comme en présente notre matériel (au niveau de l'espèce: *P. pinaster*, de l'écotype de *P. silvestris*: Ps de France et surtout de Bavière) n'ayant pas été observées.

Toutes nos observations décrites ici concernent le printemps 1954. Par rapport à l'année précédente, l'ensemble de la floraison a été retardé, et ce retard a spécialement affecté les espèces ou écotypes nordiques entraînant une synchronisation plus marquée de la floraison pour l'ensemble des espèces.

Le printemps 1954 en Campine a été caractérisé par une période excessivement froide, puis, peu avant la floraison, il y a eu une hausse brusque et très forte de la température; il est possible que celle-ci aie dû dépasser l'optimum physiologique des pins nordiques pour se situer à l'optimum des espèces méridionales. Il se pourrait donc que dans des conditions extrêmes de températures, on puisse observer une floraison antérieure des espèces méridionales par suite d'un phénomène analogue à celui observé par MULLENDERS (Louvain) qui a constaté cette année une floraison antérieure des espèces thermophiles par rapport aux autres espèces.

Au point de vue de la génétique de la population, les conditions climatiques anormales observées en 1954 peuvent avoir des conséquences inattendues. En effet, la synchronisation plus marquée des époques de floraison des différents écotypes qui s'en est suivie, permet le croisement entre des génotypes, qui dans d'autres conditions est moins probable. Par exemple, pendant l'année 1954 le croisement entre les pins de Bavière et les pins de France d'une part et des écotypes plus septentrionaux d'autre part, a pu atteindre une fréquence considérable.

Le taux des recombinaisons et de création de génotypes nouveaux semble pouvoir s'augmenter ainsi dans des conditions peu habituelles.

Le matériel rassemblé au cours de la campagne de pollinisation contrôlée de 1954 permettra peut-être de dégager le sens de ces recombinaisons intra- et interspécifiques.

P. BOUVAREL signale qu'il a observé, à Nancy, le même ordre dans les dates de floraison, en ce qui concerne *P. silvestris*, *P. laricio* var. *nigra*, *P. murrayana* et *P. uncinata*.

APPLICATIONS DE LA GENETIQUE A LA SYLVICULTURE ET AU REBOISEMENT

RAPPORT GÉNÉRAL

par P. BOUVAREL

Nancy

On peut classer les 15 rapports ou communications reçues en 4 groupes :

1° Buts et méthodes de l'amélioration des arbres forestiers : SYRACH LARSEN, HOUTSAGERS, NATIVIDADE.

2° Mise en évidence et utilisation de la variabilité raciale et individuelle, soit par des cultures comparatives, soit par des études anatomiques ou physiologiques : LANGLET, SCHMIDT, Scott PAULEY, V. WETTSTEIN et GRÜLL, SCHULENBURG, de JAMBLINNE.

3° Recherche de types résistants aux maladies : RIKER, Mlle de FERRÉ, SOEGAARD (exposé en Phytopathologie, colloque 5).

4° Techniques spéciales d'amélioration : HYUN, MUHLE LARSEN, PRAVDINE.

I. — De la diversité même de ces communications, on peut tirer une première conclusion, c'est qu'elle reflète le caractère fondamental de ce colloque : l'application de la génétique à la sylviculture et au reboisement implique l'utilisation, outre la génétique, de sections diverses de la botanique : pathologie, physiologie, techniques horticoles ; et j'y ajouterai l'écologie et la phytosociologie qui, en précisant la variété et l'étendue des différents milieux, peuvent nous aider à comprendre l'action de la sélection naturelle et la formation d'écotypes.

II. — On a remarqué qu'un nombre important de communications est consacré à l'étude de la *variabilité intraspécifique* : variabilité raciale et variabilité individuelle.

Il existe, non seulement dans une espèce, mais même dans les plus petites unités taxonomiques d'un ordre inférieur à l'espèce, des variations d'une amplitude souvent insoupçonnée. Ce fait, non seulement justifie le principe de la sélection individuelle, en tant que méthode d'amélioration, mais commande de prendre comme point de départ des autres techniques d'amélioration — hybridation ou production de mutations — un matériel soigneusement sélectionné parmi un grand nombre d'individus.

III. — Les travaux d'hybridation inter- et intraspécifiques entrepris dans le but d'obtenir des types améliorés peuvent apporter une contribution non négligeable aux études de taxonomie expérimentale, qui ont fait l'objet d'un colloque spécial à la section de génétique. La découverte d'incompatibilités totales ou partielles à l'intérieur d'un grand genre (par exemple le genre *Pinus*) a permis, tout en poursuivant un but pratique, d'en préciser la division en sections.

IV. — En conclusion, un point de linguistique : les activités pratiques qui ont fait l'objet de ce colloque sont réunies, dans les pays de langue anglaise, sous le nom de *tree-breeding* ; en Allemagne, la traduction presque littérale : *Forstpflanzenzüchtung*. En France, la traduction de *breeding* : élevage, ne peut convenir. Nous proposons : « *amélioration des arbres forestiers* », avec, comme définition : « ensemble des techniques ayant pour but l'amélioration des caractères héréditaires des arbres forestiers, et s'appuyant notamment sur la *génétique forestière*, ou étude des caractères héréditaires et de leur mode de transmission chez les arbres forestiers.

2. — APPLICATIONS DE LA PHYTOSOCIOLOGIE
A LA SYLVICULTURE ET AU REBOISEMENT

SÉANCE DU 3 JUILLET, 9 H.

Président : A. GALOUX

R. MOLINIER : *Sur la nature et la signification de divers bois de Pins dans le Sud-Est de la France.* (Vol. préliminaire, p. 35).

Ph. DUCHAUFOUR insiste sur le fait que, d'une façon générale, un peuplement pur est peu favorable à l'évolution du sol. Dans le Sud-Est de la France, là où le Pin noir a été introduit, le Chêne pubescent qui est l'essence climacique, est sans valeur économique. C'est donc un mélange d'essences qu'il faut s'efforcer d'obtenir.

A. GALOUX signale des exemples en Belgique de reconstitution de la Chênaie à Charme sous le Pin noir.

R. ROL pense que la concurrence pour l'eau peut, dans de nombreux cas, empêcher l'installation du Chêne pubescent sous les peuplements de Pin noir.

E. LACHAUSSÉE remarque que, sur les premiers contreforts du Jura, autrefois boisés en Chêne pubescent, cette essence ne revient pas et le Pin noir échoue souvent. Il est probable que ces difficultés sont dues aux froids humides.

R. MOLINIER ajoute que parmi les facteurs qui limitent ou empêchent le développement d'autres espèces sous le Pin noir, il ne faut pas exclure les excrétions racinaires.

M. JACAMON : Parmi les solutions forestières permettant d'obtenir, à partir des reboisements de Pin noir, des peuplements mélangés rentables et stables, on peut envisager pour le Sud-Est de la France l'introduction de certains sapins méditerranéens (*Abies nordmanniana*, *A. cephalonica*) et du Cèdre.

SÉANCE DU 5 JUILLET, 9 H.

Président : A. GALOUX

CH. BARTOLI : *Sur les peuplements de Pins à crochets de la Haute Maurienne.* (Vol. préliminaire, p. 45).

Ph. GUINIER, à la demande de plusieurs congressistes, précise la distinction à faire entre *Pinus mughus* et *Pinus uncinata*.

Dans les Alpes occidentales françaises et les Pyrénées, ainsi que dans quelques stations isolées du Jura, du Massif Central et des Vosges, existe un arbre élancé, à tige droite, à branches courtes, arquées et redressées à l'extrémité, en forme de candélabre, de port régulièrement pyramidal dans sa jeunesse, devenant plus irrégulier avec l'âge et pouvant atteindre 15 à 20 m. de hauteur. Les cônes, assez gros, insérés obliquement et inclinés sur le rameau, sont nettement dissymétriques, du côté opposé au rameau les écussons sont très saillants, recourbés vers la base en crochets. C'est le Pin à crochets qui fut décrit par RAMOND sous le nom de *Pinus uncinata*.

Au contraire, dans les Alpes orientales, les Tatras, les Carpathes, les Alpes dinariques, on rencontre un arbrisseau de 1 m. 50 de hauteur au plus, au tronc divisé dès la base en plusieurs branches appliquées au sol, incurvées et redressées à l'extrémité. Ses cônes, assez petits, insérés à peu près perpendiculairement au rameau, sont symétriques, les écailles à écussons peu saillants sont semblables sur tout le pourtour du cône. C'est le Pin rampant ou Pin mugho : *Pinus mughus* SCOPOLI.

Dans la zone comprise entre ces deux aires : Alpes centrales, Bohême, Forêt Noire, croissent des types à caractères intermédiaires, dont notamment une forme de hauteur encore médiocre, mais à tiges dressées, peu rigides, se détachant au niveau du sol d'un tronc unique, et qui a été décrite par HAENKE sous le nom de *Pinus pumilio*.

Le problème a été compliqué par la désignation habituelle de tous ces types : type érigé de l'Ouest, type rampant de l'Est, types intermédiaires, sous le nom de *Pinus montana* MILLER, qui est en fait une espèce collective.

Pour le forestier, cette appellation de *Pinus montana* présente de graves inconvénients. Nous ne pouvons réunir sous le même nom des essences aussi différentes morphologiquement et quant à leur intérêt économique. La fourniture de graines de *Pinus montana* a amené, dans certains cas heureusement assez rares, l'introduction de Pin mugho alors qu'on cherchait à créer une véritable forêt. Le Pin mugho peut, au contraire, être recherché dans certains cas pour couvrir et protéger le sol, alors que le Pin à crochets ne conviendrait pas.

La question serait enfin compliquée d'une façon inadmissible si, sous prétexte de respecter la règle de priorité, toute l'espèce collective était appelée *Pinus mughus*. Le Pin à crochets deviendrait alors : *Pinus mughus* var. *uncinata*, ce qui serait contraire à toute logique.

R. BACH : Le Pin mugho est-il une forme génétiquement fixée ?

Ph. GUINIER : Dans le Parc national Suisse, poussent en mélange, dans les passages d'avalanches, des formes prostrées dont les cônes sont différents : cônes du type mugho pour certains, du type à crochets pour d'autres. Mais là où l'influence des avalanches n'existe pas, on retrouve les deux arbres avec leurs ports caractéristiques : prostré pour *Pin mughus*, érigé pour *Pinus uncinata*. On peut donc affirmer qu'on a de véritables génotypes de *Pinus mughus*.

E. RIEBEN : *Les Unités phytosociologiques d'une réserve forestière du Jura Suisse, enseignements pour la Sylviculture*. (Vol. préliminaire, p. 41) avec projections de graphiques et photos en couleur.

Ph. GUINIER signale l'intérêt de l'Aune blanc (*Alnus incana*) pour coloniser les éboulis et les remblais (exemple : alluvions des rivières alpines, déblais des carrières Solvay à Nancy). La fixation de l'azote par les mycorhizes de l'Aune blanc vient encore ajouter à l'intérêt présenté par cette espèce pionnière.

E. RIEBEN pense que l'Erable sycomore colonise plus facilement que l'Aune les éboulis à gros éléments.

R. BACH croit que l'Aune réussit surtout à s'installer quand la pente est stable.

J. L. RICHARD : *Applications de la Phytosociologie à la reconstitution des forêts dévastées dans le Jura suisse*. (Vol. préliminaire, p. 39).

E. LACHAUSSÉE : Quels sont les feuillus thermophiles à maintenir ou à introduire dans ces stations ?

J. L. RICHARD : *Sorbus aria*, *Sorbus torminalis*, *Acer opulifolium*.

Ph. GUINIER signale l'intérêt d'essayer aussi les Sapins méditerranéens (*Abies nordmanniana* en particulier) et les écotypes thermophiles d'*Abies alba* (vallée de l'Aude par exemple).

A. GALOUX demande comment obtenir la conversion de la sapinière pure en peuplement mélangé feuillu-résineux, et quelle qualité de Chêne peut-on espérer dans ces stations chaudes.

J. L. RICHARD estime que les coupes nécessitées par le dépérissement du Sapin suffisent à créer les conditions de lumière nécessaires à l'introduction des espèces envisagées.

Le Chêne croît lentement, mais est de bonne qualité. Son rapport économique reste cependant peu élevé.

F. PRIoux : *Régression du Sapin pectiné dans les Basses-Vosges alsaciennes*. (Présenté par E. LACHAUSSÉE. Vol. préliminaire, p. 148).

A. QUANTIN : *La Phytosociologie et le problème du reboisement dans la chaîne jurassienne*. (Présenté par E. LACHAUSSÉE. Vol. préliminaire, p. 43).

J. L. RICHARD, Ph. DUCHAUFOR, R. BACH, A. GALOUX insistent sur l'action acidifiante du Hêtre en peuplements purs et sur l'utilité des peuplements mélangés.

SÉANCE DU 5 JUILLET, 14 H.

Président : A. GALOUX

A. LINGUET : *Critère du choix des essences et des méthodes de reboisement à l'usage des reboiseurs de Sologne et du Quercy*. (Présenté par M. JACAMON. Vol. préliminaire, p. 48).

A. MICHEL : *Observations sur l'évolution des landes et terres abandonnées sur les sols siliceux en montagne méditerranéenne*. (Présenté par M. JACAMON. Vol. préliminaire, p. 52).

J. L. PRAX : *Utilisation de la cartographie parcellaire de la végétation pour déterminer les espèces de reboisement à employer*. (Présenté par M. JACAMON. Vol. préliminaire, p. 55). (Cartes présentées en séance).

E. LACHAUSSÉE estime que la méthode est surtout applicable sur des terrains assez récemment abandonnés par la culture. Elle le serait beaucoup moins par exemple sur le Plateau de Millevaches.

F. CHABROL : *Le Mélèze dans les Pyrénées Centrales*. (Présenté par E. LACHAUSSÉE. Vol. préliminaire, p. 146).

A. GALOUX : *Phytosociologie et applications sylvicoles*. (Vol. préliminaire, p. 31).

R. ROL confirme que roulure et gélivure sont en relations avec les stations convenant mal au Chêne.

E. LACHAUSSÉE : Dans quels cas y a-t-il lieu d'employer *Abies grandis* ?

A. GALOUX : Sur les versants Nord et Est, dans certains fonds de ravins, là où le microclimat est trop humide et l'éclairement trop faible pour *Pseudotsuga Douglasii*.

R. ROL : Pourquoi l'*Epicéa* n'est-il pas employé dans le *Fagetum festucetosum* ?

A. GALOUX : Les sols y sont trop filtrants, il y est attaqué par *Ungulina annosa* et surtout c'est là que viennent les plus beaux Hêtres de toute la forêt.

E. LACHAUSSÉE : La plus grande surface des pessières de Belgique est-elle sur *Querceto-carpinetum luzuletosum* ?

A. GALOUX : Non. L'Epicéa est surtout employé sur sols acides, sur tourbières, sur *Fagetum* à *Luzula albida*, sur *Querceto-carpinetum* d'altitude.

RAPPORT GÉNÉRAL

par E. LACHAUSSÉE

Eaux et Forêts. Lons-le-Saunier (Jura)

Qu'il s'agisse de forêts productives ou de protection, le forestier doit « imiter la nature, hâter son œuvre » suivant les principes de la sylviculture française.

Pour imiter la nature, il est indispensable de la bien connaître, d'où l'importance de l'écologie, l'une des bases fondamentales de la sylviculture.

Malheureusement, nos connaissances écologiques sont et resteront encore longtemps incomplètes, qu'il s'agisse de microclimat, de micropédologie et peut-être surtout des réactions et concurrences qui se produisent entre les diverses espèces ligneuses et herbacées qui constituent ce groupement végétal spécial : la forêt.

Or les végétaux sont les meilleurs réactifs des conditions de milieu, car si certaines plantes ont des aptitudes écologiques très variées (plantes ubiquistes), d'autres ont des aptitudes très strictes (plantes caractéristiques).

Les « formations végétales » traduisent déjà l'aspect physionomique de l'action du milieu, dont elles font la synthèse. Mais des conditions écologiques semblables créent des formations de même physionomie avec des espèces différentes.

Le sylviculteur doit donc connaître la floristique des groupements végétaux, il est ainsi amené à utiliser la phytosociologie.

Mais nous devons faire remarquer que les forestiers ont fait de l'écologie, avant que cette discipline soit constatée en étudiant le « tempérament » et les « allures des essences forestières ».

De même, bien avant la phytosociologie, ils ont été amenés par leur métier, à concevoir la dynamique des associations, notamment l'évolution de la forêt à la suite de coupes : phases herbacées et arbustives avec les « morts-bois » précédant souvent les semis, fourrés, gaulis, perchis, etc...

C'est sous l'aspect *utilitaire* et *pratique* que nous envisagerons les applications de la Phytosociologie à la Sylviculture.

La *statique* des Associations est bien entendu indispensable pour connaître et décrire les Associations. Pour définir les Associations, le forestier attache la plus grande importance aux choix des espèces « caractéristiques » en relation constante avec certaines essences forestières ou avec certaines évolutions du groupement végétal ou du sol.

Ayant toujours en vue une utilisation pratique, le sylviculteur a quelques difficultés à admettre :

1°) Que l'association soit une entité en soi, étudiée indépendamment des conditions de milieu et ne soit pas une simple juxtaposition d'espèces ayant des affinités écologiques semblables et se faisant entre elles une très vive concurrence. Cette concurrence est d'autant plus vive que les conditions écologiques permettent à un grand nombre d'espèces de vivre dans une association.

« L'association est l'expression dernière de la concurrence vitale dans le groupement des espèces » (FLAHAULT - 1910).

2°) Que les espèces « caractéristiques » ne soient pas choisies parmi les plantes dont la présence est la plus constante, en excluant toute plante parasite, comme le Gui, ou même des plantes saprophytes, par exemple : des Orchidées saprophytes comme *Listera cordata*, *Goodyera repens* ne sauraient être des plantes caractéristiques.

Les caractéristiques devraient même être choisies parmi les constantes les plus vigoureuses, preuve irréfutable de leur adaptation au milieu.

3°) Que l'essence dominante d'une forêt naturelle, même si cette dominante a été favorisée par le forestier, soit considérée comme étrangère à l'Association.

La *dynamique* des associations retiendra encore plus l'attention des forestiers, car l'application de la dynamique est de tous les instants en sylviculture,

Il est en effet indispensable de pouvoir discerner si un groupement végétal : forêt, fruticée, lande, est, dans les conditions de milieu du moment :

— en état d'équilibre ;

— ou en voie d'évolution régressive ou progressive,

et dans ces deux derniers cas, quels sont les termes de cette évolution.

Si le terme de l'évolution régressive est facile à déterminer parce que nous l'avons souvent sous les yeux, il n'en est pas de même pour le terme de l'évolution progressive ; le « climax » surtout si on envisage ce dernier après cessation de toute intervention humaine pendant un très long espace de temps.

A ce sujet le forestier est amené à distinguer de faux états d'équilibre, des « paraclimax » dûs aux actions biotiques de l'homme et des animaux, lorsque ces actions s'exercent pendant un long espace de temps et toujours dans le même sens. C'est notamment le cas de toutes les forêts traitées en taillis, et en taillis-sous-futaie, les associations se maintiennent stables, en équilibre, tant que les coupes de taillis se succèdent aux mêmes intervalles et avec la même intensité. Il suffit d'espacer davantage les coupes de taillis ou de les supprimer pour modifier les associations précédemment stables.

Les paraclimax sont parfois plus utiles que les climax, c'est le cas notamment des chênaies maintenues dans le Fagetum par l'intervention du Forestier.

Le Forestier peut faire évoluer les associations forestières en intervenant dans la concurrence des espèces et en faisant varier certaines conditions de milieu : éclaircissement notamment. Il voit souvent ces évolutions se produire très rapidement, il doit pouvoir les provoquer et les guider à son gré.

Ces évolutions, ces faux équilibres ou « paraclimax » sont souvent méconnus ou même ignorés des phytosociologues, qui, par exemple, décrivent des associations qui se succèdent dans la même station au cours d'une régénération naturelle et qui, selon eux, appartiendraient même à des ordres et alliances différentes, alors que le forestier a tendance à ne voir qu'une seule association évoluant sous des faciès différents.

En présence d'une formation végétale : forêt, fruticée ou lande, le forestier doit être capable :

— de *diagnostiquer* quelles sont les causes qui ont agi sur ce groupement pour qu'il se trouve actuellement dans l'état où il est, or ces causes remontent parfois à un siècle et plus, et souvent il n'aura à sa disposition que des plantes reliques.

— de *prévoir* quel sera dans l'avenir, l'évolution de ce groupement végétal si on lui applique tel ou tel traitement.

Ces deux recherches ne sont autre qu'une dynamique des associations dans le passé et dans l'avenir.

Dans les zones où la forêt a un rôle primordial de protection à remplir et où toute productivité économique est absente, le forestier devra rechercher le plus possible à atteindre le « climax » pour créer et maintenir les forêts, afin qu'elles soient les mieux adaptées au milieu et par conséquent les plus stables.

C'est la connaissance des Associations et leur évolution progressive vers le climax qui sera son meilleur guide.

Dans le cas de reboisements de terrains nus, sur sol souvent dégradé, il sera bien obligé d'avoir recours à des essences transitoires, mais il devra

prévoir les substitutions naturelles ou artificielles d'essences pour atteindre le plus tôt possible des états se rapprochant du climax.

Dans l'immense majorité des cas, la forêt doit produire les bois utiles à l'économie humaine d'aujourd'hui et de *demain*, rôle bien ingrat puisque les besoins économiques se modifient plus vite que l'évolution des forêts.

Ce but économique est parfois méconnu par certains, il est d'ailleurs variable suivant les conjonctures locales. C'est ainsi qu'en Allemagne du Sud, dans le Jura souabe, les forêts du *Quercetum pubescentis* ont pu être traitées en forêt de protection (Schutzwald) parce qu'elles y sont peu importantes. Il ne saurait en être de même en France, où le Chêne pubescent couvre des centaines de milliers d'hectares et n'a aucune valeur économique. L'enrichissement de ces forêts ne peut être résolu qu'en se basant sur la phytosociologie. La Cédraie a été créée dans de nombreuses stations du Chêne pubescent, elle y constitue un paraclimax stable avec régénération naturelle et extension de l'espèce introduite.

Dans les forêts productives, le forestier doit faire appel aux applications raisonnables de la Phytosociologie pour le mélange des essences et le traitement lui-même variable suivant les types de forêt, les associations.

Pour le reboisement des terrains nus et l'enrichissement des forêts existantes, les essences exotiques ou dépayssées peuvent rendre les plus précieux services, mais on doit connaître exactement les associations et l'écologie des stations d'origine et des stations où l'espèce doit être introduite afin de déterminer leurs analogies.

Au cours de ce Congrès notamment : l'évolution des reboisements de Pin d'Alep, Pin sylvestre et de Pin noir d'Autriche, des forêts de Pin à crochets dans les Alpes, la régression du Sapin dans certaines stations de basse altitude en France, ont été étudiées avec l'aide de la Phytosociologie.

On découvre même des relations entre les races des espèces forestières, les qualités ou les défauts technologiques du bois, la productivité des forêts et les associations, relations qu'il est d'ailleurs impossible d'isoler des conditions écologiques et notamment du sol, l'association n'étant que le reflet et la synthèse de l'écologie.

Si le forestier doit tirer le plus grand profit des connaissances phytosociologiques à condition de savoir les interpréter, le phytosociologue non forestier doit être très prudent, dès qu'il aborde l'étude des associations forestières et ne pas négliger l'expérience des forestiers en matière d'évolution des associations.

A. GALOUX : Est d'avis que la plupart des méthodes d'analyse de la végétation sont capables d'apporter une aide à la sylviculture. Les besoins de cette dernière varient avec son caractère de production (intensif ou extensif). C'est ainsi que dans une sylviculture intensive, la connaissance de l'unité

« sous association végétale » peut avoir beaucoup de valeur. Dans les petits pays comme la Belgique, la reconnaissance des associations forestières selon les méthodes de la phytosociologie occidentale est facile, vu l'exiguité du territoire. Dans les pays vastes, il en est sans doute autrement.

Un grand intérêt des méthodes précises et par conséquent assez spécialisées se rattache à la signification écologique des groupements végétaux inférieurs. La conception de l'association végétale se ramène de plus en plus à une abstraction intégrant la végétation et le milieu. Il ne faut, dès lors, pas être surpris d'un manque de concordance entre une appellation phytosociologique qui cherche à caractériser la végétation idéale en rapport avec le milieu et la réalité observée qui n'est qu'un aspect ou une tendance en fonction du moment ou d'influences extérieures temporaires.

E. LACHAUSSÉE : Est d'accord sur l'impossibilité de séparer l'association de l'écologie.

PHYTOSOCIOLOGIE ET CLASSIFICATION DES TYPES FORESTIERS TROPICAUX

Organisateur : A. AUBREVILLE (*Paris*)

Comptes rendus non parvenus

4. — BASES ECOLOGIQUES DE LA SYLVICULTURE

A. — INFLUENCE DES HERBIVORES SUR LA VÉGÉTATION FORESTIÈRE

SÉANCE DU 2 JUILLET, 17 H.

Président : E. BJORKMAN

J. POURTET : *De l'influence du Lapin sur la Végétation forestière.* (Vol. préliminaire, p. 110).

L'auteur présente des plants de Pin sylvestre qui ont formé de nouvelles pousses après avoir été complètement effeuillés par les Lapins.

L. M. HUTCHINS demande s'il existe de la chlorophylle dans les tiges.

J. POURTET : Oui.

R. ROL signale les nombreux semis de bouleau qui apparaissent dans les landes normandes depuis la disparition du Lapin.

SÉANCE DU 3 JUILLET, 9 H.

J. P. CHALOT : *Quelques observations sur l'évolution des pâturages steppiques en Afrique du Nord.* (présenté par J. POURTET. Vol. préliminaire, p. 103).

R. MOLINIER signale le cas de réapparition d'espèces disparues depuis plus d'un siècle dans certaines stations (*Parnassia palustris* dans les marécages des Fosses).

A. GALOUX note des cas où les herbivores empêchent l'évolution vers le climax (Parc Albert, Congo Belge).

B. — INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LA VÉGÉTATION FORESTIÈRE

SÉANCE DU 6 JUILLET, 9 H.

Président : E. BJORKMAN

E. BJORKMAN : *Swedish studies on the influence of light upon reproduction in coniferous forests.* (Vol. préliminaire, p. 93). (Projection de photographies en couleur).

L'auteur mentionne le travail de ROUSSEL sur *Abies pectinata* et *Picea excelsa*.

W. TRANQUILLINI : *Die Lichtabhängigkeit der Assimilation von Sonnen und Schattenblättern einer Buche unter ökologischen Bedingungen.* (Vol. préliminaire, p. 100).

L. ROUSSEL : *Nouvelles observations concernant l'influence de la radiation sur la croissance de certaines essences résineuses.* (Vol. préliminaire, p. 98).

A. GALOUX estime que l'influence du sol peut expliquer la différence entre la croissance sous couvert feuillu et sous couvert résineux (différence de nature de l'humus).

E. RIEBEN note la concurrence dangereuse du Framboisier pour les semis d'Epicéa, le premier profitant de la minéralisation de l'humus lors des coupes brutales.

C. — EVOLUTION DES SOLS

SÉANCE DU 8 JUILLET, 9 H.

Président : A. GALOUX

SUR LES RAPPORTS STATIQUES ET DYNAMIQUES ENTRE LE SOL ET LA VÉGÉTATION FORESTIÈRE. QUELQUES REMARQUES SUGGÉRÉES PAR LES TRAVAUX EFFECTUÉS EN BELGIQUE

par A. NOIRFALISE

Gembloux (Belgique)

En Belgique, les végétations forestières sont étudiées selon les principes du système de BRAUN-BLANQUET. Le levé des cartes phytosociologiques, conduit parallèlement à celui des cartes pédologiques, rencontre journellement le problème des corrélations pédobotaniques.

I. RELATIONS STATIQUES ENTRE TYPES DE SOL ET TYPES DE VÉGÉTATION

A l'échelle de la région naturelle, offrant des conditions similaires de climat et de morphologie, les corrélations pédobotaniques s'avèrent d'une remarquable précision; il est possible de mettre au point pour chacune des grandes associations forestières une typologie floristique qui épouse les moindres

dres nuances du substrat. La mise au point de tels systèmes montrent que la composition du tapis végétal répond essentiellement aux caractéristiques pédologiques suivantes :

- la nature minéralogique des roches-mères ;
- le degré d'évolution du profil ;
- le niveau d'activité biologique, qui se traduit dans la vitesse et le type d'humification ;
- le régime hydrique du sol : sensibilité à la sécheresse, présence, profondeur et amplitude d'oscillation du gley ;
- l'aération du sol : porosité, compacité.

Les types phytosociologiques revêtent un caractère synthétique, en ce sens qu'ils expriment pour chaque station la résultante écologique des multiples facteurs édaphiques ; au point de vue forestier, ils correspondent de ce fait à des capacités différentes de production, de culture et de régénération.

Dès qu'on envisage des aires ou des étages climaciques différents, il est évident que des sols jugés analogues et attribués au même type, peuvent être occupés par des associations forestières différentes, c'est-à-dire viciantes ou homologues. En Belgique, les sols bruns et bruns lessivés sont occupés tantôt par les variantes de la chênaie à charme médioeuropéenne, tantôt par celles de la chênaie atlantique selon l'aire climacique envisagée ; de même, les sols bruns acides correspondent en Haute Belgique à la hêtraie à luzule blanche et à basse altitude, à la chênaie sessiliflore à charme. On pourrait, à cet égard, multiplier les exemples. Ce phénomène de vicariance concerne principalement les associations de l'essaim climacique ; les associations « édaphiques », sur sols azonaux ou intrazonaux, comme celles de l'*Alnion* ou de l'*Alneto-Ulmion*, par exemple, ne paraissent pas liées aux aires climaciques d'un territoire.

2. RELATIONS DYNAMIQUES ENTRE SOL ET VÉGÉTATION FORESTIÈRE

Les notions de série évolutive et de climax constituent un cadre parfaitement approprié pour l'étude des relations dynamiques entre le sol et la végétation forestière.

A. Les séries progressives naturelles

On entend par là une succession spontanée d'associations qui, avec le temps, se substituent l'une à l'autre jusqu'à un stade d'achèvement et d'équilibre appelé climax. Ces séries phytosociologiques s'accompagnent d'une évolution concomitante du sol, par un jeu d'interactions mutuelles. La reconstitution de ces séries est une tâche fondamentale au point de vue qui nous occupe ; si leur mécanisme est assez bien connu au point de vue phytosociologique, l'aspect pédologique du phénomène est généralement moins apparent et mériterait une analyse plus fouillée.

Les séries progressives sur calcaire constituent un objet de choix pour une telle étude. Sur ce point, on relève en Belgique, au moins deux séries parallèles, l'une sur calcaires tendres, l'autre sur calcaires compacts. La seconde débute par des pelouses à *Brachypodium pinnatum* et *Cirsium acaule* ou des fruticées d'épineux; ces groupements sont suivis par une forêt à hémicryptophytes (*Carex digitata*, *Viola hirta*) sur sols bruns calcaires squelettiques, puis par une forêt à géophytes rhizomateux (*Mercurialis perennis*) et finalement, au stade d'équilibre, par une forêt à géophytes bulbeux (*Narcissus pseudonarcissus*, *Scilla bifolia*). Ces trois variantes sont englobées sous le nom de chênaie à charme calcaire (*Q. C. primuletosum*). Sur les calcaires tendres, l'évolution est différente, bien que parallèle, et le terme d'aboutissement est une hêtraie mélangée à *Asperula odorata*, qu'on peut rapporter au *Q. C. asperuletosum*. Ces deux séries se déroulent, en Pays de Herve, sous des conditions climatiques semblables. Cet exemple illustre l'importance qu'il faut attribuer à la nature des roches-mères dans les reconstitutions de ce genre et démontre qu'à chacune d'elles peut correspondre, sous un même climat, un phytoclimax et sans doute aussi un pédoclimax particuliers.

B. Les séries régressives

Les séries régressives les mieux connues sont celles qui conduisent de la forêt à la lande. Ici encore s'impose la remarque que nous venons de formuler : le cheminement des séries et le stade terminal de la dégradation, en l'occurrence la lande à callune, offrent des particularités propres aux divers sols qu'elles affectent : sur les sables purs, la régression aboutit au podsol humique et au *Calluneto-Genistetum*; sur les sables limoneux, au sol lessivé et au *Calluneto-Sieglingietum*; sur les schistes et les grès, au seul brun podsolique et au *Calluneto-Vaccinietum*.

De ces quelques exemples, nous tirerons les conclusions suivantes :

1. Les séries évolutives, pédologiques et phytosociologiques, induites au départ de roches-mères différentes, tendent d'une manière convergente vers un état d'équilibre; le terme de cette évolution n'est cependant pas identique pour toutes les roches-mères et il existe, par conséquent, dans une même aire climatique une collection de phytoclimax et sans doute aussi de pédoclimax forestiers différents.

2. L'interprétation d'un stade pédologique comme terme d'une série soit progressive, soit régressive, peut se baser avec beaucoup de sécurité sur une étude parallèle de la dynamique phytosociologique.

3. L'évolution du sol et de la végétation sont deux phénomènes concomitants, mais qui ne se déroulent pas nécessairement à la même vitesse; les modifications du tapis végétal sont quelquefois perceptibles avant celles du profil pédologique, notamment lorsqu'elles sont induites par des causes extrinsèques, comme celles qui jouent dans les phénomènes de dégradation du milieu forestier.

Ph. DUCHAUFOR remarque que si les sols climatiques diffèrent suivant les roches-mères, ils offrent cependant des horizons humifères de propriétés semblables (sols analogues) : leur évolution est donc « convergente ».

A. METRO et **J. de BEUCORPS** : *Influence des peuplements d'Eucalyptus sur l'évolution des sols sablonneux du Rharb* (présenté par R. ROL, texte non déposé).

A. GALOUX et J. P. LEBRUN font observer que l'Eucalyptus est une essence améliorante, qui favorise l'activité biologique, à condition qu'on lui mélange des espèces à feuilles caduques : l'Eucalyptus est alors une excellente essence transitoire.

J. L. TROCHAIN souligne l'intérêt que présente, à ce point de vue, l'étude microbiologique de la décomposition de la litière.

Ph. DUCHAUFOR remarque que l'intérêt de l'Eucalyptus réside dans sa faculté de puiser les bases en profondeur — comme le Bouteau dans les landes — et de les ramener par les feuilles en surface.

S. A. WILDE and **A. LAFOND** : *Soils and vegetation of the great lakes region of America*, présenté par P. DUCHAUFOR (Vol. préliminaire, p. 81).

QUELQUES ASPECTS DU PROBLEME DU PEDO-CLIMAX EN HAUTE ARDENNE BELGE

par G. MANIL

Institut Agronomique. Gembloux

et P. AVRIL

Centre de cartographie des sols. (I.R.S.I.A.)

En Haute Ardenne belge, l'étude du substrat édaphique des vastes étendues boisées en feuillus (Hêtre) présente un double intérêt :

— un intérêt économique tout d'abord, du fait des efforts tentés pour augmenter la productivité forestière de ces sols, souvent très faible actuellement,

— un intérêt scientifique ensuite, car les conditions se présentent très favorablement pour observer l'influence particulière de chacun des composants du système sol, végétation, méso- ou microclimat.

Les points de vue économique et scientifique se rencontrent dans la recherche de moyens propres à maintenir ou à restaurer un état d'équilibre biologique à un niveau économiquement intéressant.

Ces sols reposent en général sur un complexe schisto-gréseux assez uniforme du cambrien ou du dévonien inférieur très pauvres en bases ; ils

s'étalent souvent sur de vastes lambeaux de pénéplaine ou niveau d'aplanissement s'étagant entre 400 et 600 mètres d'altitude.

L'étage correspondant de la végétation naturelle est le *Fagetum* groupant plusieurs associations ou sous-associations, parmi lesquelles il faut noter (1) :

— *La hêtraie à asperule* rare et confinée à quelques sites spécialement riches en bases ;

— *La hêtraie à fétuque* spécialement sur les situations fraîches offertes par les expositions nord ;

— *La hêtraie à luzule* fréquente sur les plateaux dont une variante pauvre apparaît sur les sols essartés ;

— *La hêtraie à myrtille* colonisant les pentes sèches et rocailleuses appartenant plutôt au *Quercion*.

La connaissance des constantes pédo-climaciques a nécessité l'examen de la signification écologique de différents phénomènes podzoliques et pseudo-podzoliques :

a) *Les micropodzols de surface* généralement engendrés par le hêtre quand il colonise des aires appartenant à une association primaire ou secondaire du *Quercion*.

b) *Les micro-gley* de surface, sans caractères podzoliques, apparaissant sur les aires planes ou à faible pente, soit par tassement (couvert trop peu dense), soit par action d'imbibition des horizons holorganiques faisant office d'éponge humide au contact du sol minéral. Ces micro-gley ont été parfois confondus avec des micropodzols.

c) *Le fragipan* des auteurs américains correspond à des conditions de mauvais drainage en profondeur sur certaines aires planes. Il présente fréquemment l'aspect « marmorisé ».

d) *Les horizons « B » des sols bruns forestiers ocreux* primaires ou secondaires (Brown Podzolic Soils de la classification américaine — Rostbraunen Waldböden de HARTMANN).

Ces phénomènes apparaissent sous végétation du « *Quercion* ». Des études sur la mobilité du fer sont entreprises pour déterminer si cet horizon répond réellement à la définition d'un B et s'il ne doit pas être considéré plutôt comme un horizon A₂ riche en fer libre mais non mobile, d'un profil du type A/C.

Dans les conditions prévalant en Ardennes belges, il semble possible de définir l'état d'équilibre que postule un état pédo-climacique, par l'absence de phénomènes podzoliques caractérisés par une certaine mobilité des sesquioxydes sous l'influence d'un humus du type « mor ».

(1) Communication de notre collègue le Professeur A. NOIRFALISE.

Sur ces substrats très pauvres en bases où le facteur chimique est au minimum, nous considérons comme pédo-climaciques :

a) *Les sols bruns forestiers oligotrophes*, avec :

1° une variante des pentes fraîches avec humus du type mull acide et sans horizon d'accumulation de l'argile (hêtraie à fétuque de pente);

2° une variante de plateau pouvant présenter les *micro-gley de surface* et le *fragipan* en profondeur, à humus du type « moder » ou mull acide, avec faible accumulation d'argile en profondeur.

Cette dernière variante contient certainement plusieurs niveaux écologiques conditionnés par de légères différences dans l'économie du sol en bases et par l'existence éventuelle du *fragipan* en profondeur (hêtraie à fétuque de plateau et hêtraie à luzule).

b) *Les sols bruns ocreux* des pentes sèches ou des abords des tourbières en état d'équilibre sous une végétation du *Quercion*.

Pédo-climax et régénération naturelle du Hêtre.

Le Hêtre ne se régénère naturellement que sur *sols bruns forestiers*. De plus l'observation (A. NOIRFALISE) paraît indiquer qu'il existe des moments privilégiés qui pourraient correspondre à certaines phases d'une évolution cyclique parallèle à celle de la végétation qui caractériseraient par exemple les processus biologiques d'humification.

TREE DISTRIBUTION AND RADIAL INCREMENT IN RELATION TO SOIL SITES AT CHALK RIVER, ONTARIO, CANADA

by Donald A. FRASER

Petawawa Forest Expt. Station, Chalk River, Ont., Canada

Eighteen ecological stations were established on an 8 acre experimental plot where observations were made on physical factors including temperature and relative humidity of the air, soil moisture, soil temperature, water table, rainfall, and evaporation. One additional station was located in the open to give comparative measurements. The plot was divided into soil moisture regimes. According to this system, the complete range of soil moisture from extremely dry to almost continuously saturated is represented by eleven indices, 0, 1, to 9. Soil moisture regimes 1 to 6 are represented on the plot, and were recognized by characteristics of the soil profile. Wetter conditions are reflected by a thickening of the organic layer, and a closer proximity to the surface of the gley horizon.

On the plot, *Betula lutea* ranges in abundance from 2 percent of the stand on the driest site, to a maximum of 43 percent on the wettest one. This

frequency is reversed for *Betula papyrifera*, *Acer saccharum*, and *Fagus grandifolia* which are more abundant on the drier sites. *Fraxinus nigra* is only found on sites with moisture regimes of 4, or wetter.

A dial gauge dendrometer was used to measure radial increment at the four foot level of the trunk. The value of this investigation is that the growth of the same point on the cambium was followed from year to year. It is the relative relationship of this growth rather than the total amounts, that is of importance. In addition of periodic dendrometer readings, segments of the cambium and adjacent tissues were removed at weekly intervals during the growing season. In *Betula lutea* the cambial zone in a resting condition consists of three undifferentiated layers of cells, whereas during the most rapid period of radial growth in late June, the cambial zone is made up of seven such layers. In late summer, the number is again reduced to three, and this constancy of number in late fall corresponds to a comparative constancy of dendrometer readings.

In 1949 radial growth of *Betula lutea* on the three moisture classes was almost the same. The minimum moisture content in the dry site during the growth period May 28 to August 15, 1949, was 10 percent moisture reckoned on a dry weight basis, although a minimum of 7 percent (close to the wilting point) was reached late in August, after radial growth had ceased, even on those sites where moisture was not limiting. During the very wet years of 1950 and 1954, there was decreased radial increment in *Betula lutea* growing on wetter sites. This indicated that the waterlogged root systems impeded radial growth. The response of radial growth to soil moisture was more marked in *Picea glauca* than in some of the other species. In 1949 increment curves of two trees of similar age but on different sites showed that growth paralleled one another until the dry period of June 26, when radial growth of the tree on the dry site was greatly reduced. *Betula papyrifera* followed a pattern similar to *Betula lutea*. *Tilia americana* and *Tsuga canadensis* showed a similar response. *Acer saccharum*, *Fraxinus nigra*, and *Fagus grandifolia* showed an opposite trend with radial growth greatest in 1949 and least in 1952.

There are several factors other than crown condition which may obscure the growth response of trees to fluctuations in soil moisture. In a simultaneous study of water content within the trunk of *Betula lutea* a decrease in water content occurred when the leaves unfolded in the spring and again during periods of dry weather during the summer, indicating the tree appeared to utilize internally stored water when an adequate supply was not available from the soil. A second factor is that of naturally occurring root grafts which have been found to occur in *Betula lutea* and certain other tree species, with the consequent lateral translocation of water and nutrients from one tree to another.

SÉANCE DU 10 JUILLET, 9 H.

Président : A. GALOUX

G. W. DIMBLEBY : *The origin of Heathland podzols and their conversion by afforestation* (Vol. préliminaire, p. 74).

Ph. DUCHAUFOUR signale un désaccord apparent entre les conclusions de G. W. DIMBLEBY et celles de ses propres recherches en France ; certaines landes sur podzol de l'Ouest de la France paraissent plus stables que celles étudiées dans le Yorkshire. En réalité, les différences de climat général et de microclimat des stations, plus secs en France, expliquent fort bien ces divergences.

G. W. DIMBLEBY confirme l'influence considérable de l'humidité du sol (influence favorable du « mulching ») sur l'installation du Bouleau.

J. POURTET attire l'attention sur le rôle destructeur du lapin, à l'égard du Bouleau, dans l'Ouest de la France.

G. LEMÉE, J. P. LEBRUN, K. JONES, Ph. DUCHAUFOUR, insistent sur le rôle de l'incendie dans l'évolution de la lande : le feu peut être tantôt utile, car il détruit la lande et l'humus brut, tantôt nuisible, si des semis naturels d'essences forestières sont déjà installés.

C. O. TAMM rappelle que, dans les landes danoises, le sol est resté du type « brun », sous les bouquets de Chêne, reliques de l'ancienne forêt.

G. W. DIMBLEBY confirme cette observation, pour la Grande-Bretagne.

RELATIONS ENTRE LES SOLS ET LA VÉGÉTATION DE LA SAPINIÈRE DES BASSES-VOSGES

par Ph. DUCHAUFOUR

Ecole Nationale des Eaux et Forêts. Nancy

La sapinière des Basses-Vosges offre des conditions remarquablement homogènes de milieu : climat montagnard humide (pluviosité 1 m. ; altitude 400 à 500 m.) ; roche-mère pauvre et filtrante : le grès vosgien. Dès lors, les seules variations observées dans la végétation et les sols sont imputables : 1° à l'exposition, 2° à l'action humaine.

Le tableau ci-joint montre la correspondance étroite qui existe entre la station, le peuplement, la végétation et le sol, sur les pentes drainées.

La sapinière à Hêtre peut être considérée comme l'association climacique, au moins sur les versants frais ; elle est caractérisée par un sol brun à mull

acide (pH 4,5), à décomposition rapide, et par une flore composée d'espèces variées, mais pauvre en mousses.

Dans la grande majorité des cas, l'homme a éliminé le Hêtre. Le sol de la sapinière pure, encore dense, est le « sol brun podzolique », à humus de transition (moder) et de teinte générale ocreuse. La flore, très riche en mousses (*Hylocomium loreum*), est caractérisée par la dominance d'espèces sociales (*Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*).

Aux expositions chaudes, l'évolution régressive (s'éloignant du climax) a été rapide; la forêt clairière est alors composée des restes d'un maigre taillis de Chêne, dans lequel on a parfois planté du Pin sylvestre (rapailles): le sol, trop souvent découvert et mal protégé, évolue vers le sol podzolique à humus brut; le stade ultime de cette évolution est le podzol humique à alios, qui apparaît sous les peuplements de Pin sylvestre, lorsque tout feuillu a disparu: la végétation ne comprend plus que quelques espèces très sociales, parmi lesquelles domine la Callune.

Ainsi, sous le climat vosgien, comme sous le climat atlantique, l'évolution de l'humus, du mull vers le mor, paraît être à l'origine des phénomènes de podzolisation observés. Le ralentissement de l'activité biologique (et par conséquent de la décomposition de la matière organique) résulte: 1° de l'action de radiations solaires trop intenses; 2° de l'apport au sol d'une litière pauvre en azote et trop riche en lignine (Pin sylvestre, Callune). Il se forme alors des acides humiques résiduels dispersés, qui libèrent d'abord les oxydes de fer (stade du sol brun podzolique ocreux), puis les entraînent en profondeur, provoquant ainsi la formation d'un horizon A₂ cendreux et d'un alios humique durci (sol podzolique et podzol).

Type de peuplement	Station	Végétation	Type d'humus	C/N (moyenne)	Type de sol	Indice d'entraînement du fer libre (I)
1. Sapinière à Hêtre	exposition fraîche	flore du Mull : <i>Festuca sylvatica</i> , Fougère mâle et femelle, etc.	Mull acide pas de A ₀	14	Sol brun acide	1 à 1,5
2. Sapinière pure	exp. fraîche ou transition	<i>Deschampsia flexuosa</i> , (<i>Vacc. myrtillus</i>) <i>Hylocomium loreum</i>	Moder (Duff Mull) A ₀ : 2 - 3 cm	20	Sol brun podzolique	2
3. Sapinière clairière ou Pin sylvestre à sous-étage feuillu	exposition de transition ou chaude	<i>Vacc. myrtillus</i> , <i>Leucobryum glaucum</i> (<i>Calluna vulgaris</i>)	Mor A ₀ : 5 - 10 cm	25	Sol podzolique ou podzol ferrugineux	4
4. Pin sylvestre sans sous-étage	exposition chaude	<i>Calluna vulgaris</i> , (<i>Vacc. myrtillus</i>) <i>Stereodon schreberi</i>	Mor A ₀ : 10 - 15 cm	A ₀ : 35 A ₁ : 26	Podzol humique à alios	5 à 12

(I).- Indice d'entraînement du fer : fer libre de B / fer libre de A₂.

Ph. DUCHAUFOUR répond à une question de G. LEMÉE, en confirmant l'influence favorable sur l'humus du mélange Hêtre-Sapin, par rapport aux Hêtraies pures ou aux Sapinières pures.

A. GALOUX estime qu'il peut y avoir deux cycles d'évolution différents, l'un sur versant frais (Sapin), l'autre sur versant chaud (Pin sylvestre).

K. JONES compare l'évolution des sols, dans le Pays de Galles et dans les Vosges, et met ainsi en évidence l'influence du climat.

G. MALMSTROM et **O. TAMM** : *Les principaux groupements végétaux des forêts de Suède et leurs types de sols correspondants*. (Présenté par C. O. TAMM. Vol. préliminaire, p. 65).

SUR UNE MODIFICATION DE LA PEDOGENESE FORESTIERE PAR LE DEFRICHEMENT ET LA CULTURE

par H. Jacques FÉLIX
Nogent-sur-Marne, France

Le rôle du couvert végétal dans les phénomènes de pédogénèse des sols forestiers, tel qu'il a déjà été souligné ici par plusieurs congressistes, est particulièrement important dans les régions intertropicales chaudes et pluvieuses.

Le devenir des sols forestiers tropicaux, brusquement dénudés par le défrichement et soumis à la culture, offre donc un grand intérêt scientifique et économique.

C'est une étude de cet ordre, envisagée sous l'angle agronomique, que j'ai tentée avec M. TKATCHENKO sur quelques sols de Côte d'Ivoire (Contributions à l'étude du Caféier en Côte d'Ivoire, 1954) et dont je me propose de rapporter ici quelques-unes des conclusions.

I. — Si l'on prend par exemple un sol développé sous forêt sur sable néogène, recevant 1800 mm. d'eau, on constate l'inscription sur le profil d'horizons très différenciés : sous une mince couche humifère (h1), n'excédant pas 2 cm., apparaît aussitôt un sable parfaitement lavé sur une épaisseur de 15 cm. (h2), ne se recolorant que progressivement vers la base du profil (h3). Le graphique des teneurs en éléments fertilisants décrit un S traduisant : la reminéralisation de surface par les litières, l'épuisement de l'horizon sous-jacent (h2) ; l'accumulation en h3 sauf pour CaO.

Pour les éléments n'entrant pas ou guère dans la nutrition de la plante et ne pouvant être restitués dans les litières, la courbe est plus simple et traduit l'épuisement en h1 et h2 avec accumulation en h3. Il s'agit donc là d'une pédogénèse du type podzolique indiquant clairement comment

peut s'opérer la latéritisation. Dans le cas présent la roche mère est trop dépourvue de fer et d'alumine pour que ce processus puisse aller plus loin que le stade chimiquement décelable.

Comment se présente ce même sol dans une caféière d'une dizaine d'années ? La netteté des horizons s'efface et la courbe des teneurs traduit : 1) la disparition de l'horizon de restitution (h1); 2) l'épuisement plus accusé de H2 précisément par disparition de h1; 3) l'établissement plus accusé et à un niveau supérieur de H3; d'où on peut déduire que le défrichement et l'entretien d'un sol sans couvert végétal notable supprime la source de refertilisation de surface, mais ralentit la percolation et surtout en diminue la profondeur.

Les conclusions agronomiques sont claires; une culture permanente sur ces sols est possible : 1) si l'on opère des restitutions fertilisantes pour réparer les pertes dues aux enlèvements de récolte; 2) si une couverture végétale appropriée entretient la fraction organique du sol, diminue la percolation et limite l'érosion horizontale.

II. — Pour les sols forestiers établis sur roche cristalline et recevant une pluviométrie un peu moindre, les processus qui viennent d'être décrits aboutissent à l'établissement d'un niveau illuvial concrétionné à une profondeur variable. L'évolution de leur pédogénèse à partir du défrichement et par la culture est identique dans ses principes à celle que nous venons de voir, mais le facteur dominant devient l'érosion horizontale qui, par décapage de tout l'horizon éluvial de surface, tend dangereusement à dénuder le banc latéritique et à rendre le sol impropre à la végétation. Les précautions culturales indiquées plus haut se font plus impérieuses et doivent être renforcées.

RAPPORT GÉNÉRAL

LA DYNAMIQUE DES SOLS FORESTIERS ET LE PROBLEME DE LA PODZOLISATION SOUS DIFFERENTS CLIMATS

par Ph. DUCHAUFOUR

Ecole Nationale des Eaux et Forêts, Nancy

INTRODUCTION. — Tous les rapporteurs qui ont participé au colloque « Evolution des sols » ont noté la correspondance entre les associations forestières et les types de sols, mais avec quelques restrictions que nous rappellerons brièvement.

Il semble que les unités phytosociologiques inférieures (sans associations) constituent les meilleures indicatrices de la station; les espèces diffé-

rentielles, citées par NOIRFALISE et BACH, correspondent sensiblement aux « caractéristiques de la station » des forestiers écologistes. Par exemple, dans le plateau suisse, la présence d'*Arum maculatum* indique la neutralité du sol, *Luzula* sp. au contraire l'acidité, dans l'association du *Querceto carpinetum* (ETTER). MM. LEMÉE, NOIRFALISE, BACH, et divers autres rapporteurs ont étudié, de façon très précise, ces correspondances entre les associations et les types pédologiques. Notre objectif est différent : nous nous proposons de comparer l'évolution des sols et de la végétation forestière, sous différents climats (boréal, alpin, atlantique, etc...). Nous devons donc nous placer à un niveau supérieur — et non inférieur — à celui de l'association proprement dite. On pourrait faire appel à la notion d'alliances et d'ordres, mais il faut reconnaître que leur signification écologique paraît encore douteuse. Dans ce qui va suivre, nous utiliserons souvent la notion de formation végétale, malgré son caractère peu précis, fréquemment souligné par les phytosociologues ; mais sa signification écologique est incontestable ; nous emploierons donc le terme de « groupement végétal », tantôt dans le sens de formation, tantôt exceptionnellement dans le sens plus précis d'association.

I. — LA NOTION DE CLIMAX DU SOL. — Il faut distinguer deux sortes de groupements végétaux, qui se comportent différemment :

1° *Les groupements climaciques*, installés anciennement, en général stables, « tolèrent une grande variation de roche-mère, mais une faible variation de climat », selon les termes mêmes d'un des rapporteurs (BACH) (1) ; on les observe donc dans des zones climatiques bien déterminées, mais sur des roches-mères variées.

2° *Les groupements « secondaires »*, le plus souvent transitoires, résultent d'une modification de la végétation climacique par l'homme ; ces groupements sont, au contraire, liés à un type de roche-mère déterminé.

Les groupements climaciques, bien qu'ils occupent des roches-mères variées, tendent à uniformiser les propriétés physico-chimiques de ces dernières, en leur imposant, par l'intermédiaire de l'humus qu'ils leur incorporent, un processus de pédogénèse déterminé : c'est ce processus qui caractérise les grandes zones de végétation climatique : forêt résineuse, forêt feuillue, pelouse, d'où la loi de zonalité des sols très anciennement connue.

La roche-mère intervient cependant, mais son rôle est passif, se bornant à accélérer ou, au contraire, à freiner, suivant les cas, cette tendance évolutive des sols dans une direction déterminée. Son action peut être traduite par la notion de « sols analogues » de PALLMANN, reprise par LEMÉE et BACH : *Dans une zone climatique donnée, au sein d'un même groupement climacique, on observe, sur les différentes roches-mères, des sols « analogues »*, c'est-à-dire des sols dont les horizons supérieurs (horizons humifères)

(1) Pour le rapport BACH, voir Section 7 — PHG-SOC.

sont identiques, alors que les horizons profonds (horizons minéraux) diffèrent plus ou moins : l'évolution, étant conditionnée par l'humus, tend, en effet, à progresser de haut en bas dans les profils.

Il existe des sols analogues, dans le sens rigoureux du terme, c'est-à-dire correspondant à des *associations identiques*. Mais on peut concevoir cette notion d'une façon plus large et plus approximative : sols voisins par leurs propriétés biologiques, mais non strictement analogues, correspondant à des « formations » semblables.

Nous en donnerons deux exemples :

1. — Les sols de l'étage subalpin, d'après BACH, sont tous caractérisés par un humus brut, qu'il s'agisse du sol humique carbonaté évolué (sur calcaire) ou du podzol (sur roche siliceuse).

2. — La forêt feuillue atlantique (Chênaie à Charme - rapport DIMBLEBY) est caractérisée par des sols à Mull à décomposition rapide, dont le processus-type de pédogénèse est un « lessivage » réduit ; ce processus engendre des sols analogues, qui se rattachent tous au « sol brun lessivé » : sol brun très lessivé sur sable, sol brun à profil uniforme sur argiles compactes ou sur schistes, enfin sol brun de type rendzini forme sur calcaire. D'après NOIR-FALISE, ce dernier type de sol, caractérisant une Chênaie à Charme neutrophile, est complètement décarbonaté, ce qui l'éloigne de la rendzine initiale.

Les *formations secondaires*, à l'inverse des précédentes, sont étroitement liées à certaines roches-mères : elles résultent de la destruction, par l'homme, des formations climaciques ; une évolution du sol est ainsi amorcée, que nous qualifierons de *régressive* parce qu'elle s'éloigne du climax et qui aboutit cette fois à un profil, qui est évidemment, comme l'association végétale qui lui donne naissance, très variable suivant la roche-mère.

Cette évolution régressive peut présenter deux aspects bien différents :

1° Elle peut consister en un simple *rajeunissement du sol*, sous l'influence de l'érosion, cas fréquent en montagne, après dénudation des pentes de leur manteau forestier protecteur ; les différents horizons du sol sont alors décapés ; la végétation retourne à l'état « initial » et la roche-mère mise à nu est progressivement recolonisée par les groupements pionniers (BACH) : ces groupements sont, en général, transitoires, sauf si la cause du rajeunissement (érosion) se renouvelle de façon permanente.

2° Elle peut, au contraire, prendre la forme d'une *nouvelle évolution, différente de l'évolution initiale* (« dégradation ») ; le groupement climacique est alors remplacé par un groupement se trouvant, à l'inverse des précédents, en état d'équilibre relativement stable avec le milieu : il s'agit de ce qui a été souvent appelé « association durable » ; à cette végétation correspond un nouveau profil évolué, mais distinct du profil climacique.

Voici deux exemples de telles formations secondaires durables, résultant d'évolutions inverses, sous climats différents :

a) *La lande à Ericacées atlantique sur podzol secondaire* (NOIRFALISE, GALOUX, DIMBLEBY).

Sur roche-mère siliceuse, le sol brun forestier climacique évolue vers le podzol, lorsque la lande à Bruyères remplace progressivement la Chênaie primitive.

b) *La pelouse pâturée à sol brun, de l'étage subalpin* (BACH).

Ce sol brun est, cette fois-ci, un sol brun secondaire, résultant de l'action prolongée du pâturage. Sous son action, la pelouse à Graminées a progressivement remplacé l'association climacique à Pin cembro et Rhododendron; par contre-coup, le sol podzolique primitif s'est transformé en sol brun.

Il arrive que cette « association durable », d'origine secondaire, présente une grande stabilité; un nouvel équilibre, difficile à détruire par des procédés naturels, s'est instauré. On a alors affaire à ce qu'on peut appeler un « paraclimax »: il semble que, dans certains cas, la lande atlantique sur podzol soit un véritable paraclimax.

En conclusion, selon la facilité avec laquelle les groupements secondaires évoluent à nouveau vers le climax, on peut les classer de la façon suivante:

1. — Groupements transitoires: Stades initiaux, groupements pionniers; sol non évolué.
2. — Groupements « durables »: Association secondaire en équilibre avec un sol évolué; parfois groupement pionnier maintenu en place par l'érosion.
3. — Paraclimax: Association secondaire très stable, à sol très évolué, ne pouvant revenir au climax.

II. — LES SOLS DES RÉGIONS FROIDES ET TEMPÉRÉES FROIDES. — Nous passerons sommairement en revue quelques-unes des grandes régions climaciques étudiées dans ce colloque et essayerons de dégager les relations, existant entre l'évolution des sols et de la végétation.

1° *Les sols de steppe et de prairie* (WILDE et LAFOND).

Nous ne les citerons que pour mémoire: ils sont caractérisés par un humus calcique incorporé, abondant (grand groupe des chernozems); s'ils sont envahis par la forêt feuillue, celle-ci modifie les propriétés de l'humus, le transforme en Mull plus acide, plus dispersé et à décomposition plus rapide; un lessivage du fer et de l'argile commence: on passe au *sol brun forestier lessivé*: « La forêt dévore l'humus de prairie », écrit WILDE.

2° *Les sols de la forêt feuillue de plaine* (Chênaie à Charme, plus ou moins mélangée de Hêtre en Europe).

Ils sont tous du type « sol brun lessivé » à Mull, qu'il s'agisse de la forêt feuillue de la Suède méridionale (TAMM), de l'Europe atlantique (NOIRFALISE), de la région des Lacs (Canada, U.S.A. - WILDE et LAFOND). Constatons, à ce propos, que les sols de l'Erablière laurentienne sont très voisins de ceux de la Hêtraie atlantique.

Mais il y a cependant une différence essentielle, qui apparaît nettement à la lecture des rapports, entre la forêt feuillue d'Amérique du Nord et celle de l'Europe atlantique; cette différence porte sur la *stabilité* des formations climaciques.

a) *La forêt d'Erable de l'Amérique du Nord*, si l'on en croit WILDE et LAFOND, est remarquablement stable, quelles que soient les destructions d'origine humaine qu'elle ait à subir; même après coupe rase ou incendie, on observe toujours une régénération complète et immédiate des feuillus. Si on introduit des résineux, ceux-ci ne subsistent pas et, avant que le sol ait pu se transformer, la forêt feuillue climacique s'est reconstituée.

b) *La Chênaie atlantique* se comporte très différemment: elle apparaît comme un climax peu stable, qui évolue et se dégrade rapidement, sous les coups répétés que l'homme lui porte (NOIRFALISE et GALOUX); cette instabilité est particulière à certaines roches-mères, filtrantes ou pauvres en bases (grés - sables); sur ces roches-mères, le climax à humus doux a presque partout disparu, mais il en subsiste des témoins. Au contraire, la forêt feuillue est beaucoup plus stable sur roches-mères riches en argile et en calcium.

Ces phénomènes de dégradation de la forêt feuillue vers la lande ont été notés dans la Suède méridionale (TAMM), dans l'Ouest de la Grande-Bretagne (DIMBLEBY) et dans l'Ouest de la France. Dans toutes ces régions, *les étapes de l'évolution régressive (c'est-à-dire s'éloignant du climax) du sol et de la végétation sont semblables*. En ce qui concerne le sol, une aggravation du lessivage prépare l'acidification de l'humus, donc la podzolisation. La végétation passe par des stades transitoires successifs, caractérisés par des espèces acidiphiles sociales, assez peu variées (*Pteridium aquilinum*, *Deschampsia flexuosa* et, dans les régions à climat plus froid: *Vaccinium myrtillus*). Le stade final est une lande à Ericacées sur podzol, formation qui semble offrir une certaine stabilité, *le sol étant devenu, par son humus (Mor), très défavorable à la régénération des espèces feuillues*.

Les résineux introduits à l'état pur (Pin sylvestre - Epicéa) accélèrent considérablement cette évolution, par l'humus acide qu'ils produisent: ce fait a été noté par tous les rapporteurs.

3° *La forêt des basses montagnes.*

Le type de forêt climacique le plus répandu est une forêt mixte à base de résineux et feuillus (le plus souvent: *Abies alba* et *Fagus sylvatica*). Ce n'est pas toujours le cas puisque la Hêtraie pure, également climacique, est bien représentée dans les Vosges et les Ardennes.

Le sol climacique paraît être un *sol brun acide*, très semblable dans les Ardennes, les Basses-Vosges gréseuses et les Hautes-Vosges granitiques (rapports MANIL et DUCHAUFOR).

Sur ces roches-mères silico-alumineuses, aux expositions chaudes surtout, l'évolution régressive des sols est une podzolisation particulière aux stations

en pente, sur roches dures : elle débute par une transformation de l'humus en Mor, accompagnée d'une libération des oxydes de fer, sans lessivage marqué (sol brun ocreux et sol brun podzolique) ; leur migration ne débute qu'ensuite, provoquant la formation d'un horizon A₂ et d'un horizon B bien différenciés (sols podzoliques proprement dits).

Remarquons, à ce propos, que les *peuplements purs* d'une seule espèce, qu'il s'agisse d'une Hêtraie ou d'une Sapinière, sont beaucoup moins stables que les *peuplements mixtes*, par exemple les Sapinières à Hêtre : les premiers sont presque toujours caractérisés par une acidification de l'humus, amorçant la podzolisation ; alors que les seconds, grâce à leur activité biologique bien plus considérable, sont en général caractérisés par un Mull à décomposition rapide.

4° La forêt résineuse boréale et subalpine.

Le podzol boréal, à humus brut, étudié par TAMM, et par WILDE et LAFOND, est un sol climacique en équilibre avec la forêt résineuse. Il s'oppose, par conséquent, au *podzol atlantique qui résulte d'un processus de dégradation* : alors que ce dernier est considéré comme un sol « malade », défavorable à la végétation forestière, les rapporteurs insistent, au contraire, sur la valeur forestière du premier : sa productivité est parfois élevée et, dans la région des Grands Lacs, il supporte couramment des peuplements de 400 m³, parfois même de 1000 m³. L'humus brut est, en effet, plus favorable que le Mull à la bonne régénération des résineux et il constitue le milieu d'élection des mycorhizes, indispensables à leur nutrition.

Remarquons, à ce sujet, que le podzol subalpin, lui aussi climacique, paraît caractériser une formation « mixte » : lande à Rhododendron, parsemée de bouquets de pins cembro plus ou moins isolés : il ne s'agit pas là d'une véritable « forêt » résineuse.

La notion de sol analogue, dont nous avons déjà parlé, paraît être très précise en haute montagne (sols à Mor du *Rhodoreto vacciniætum cembretosum* - BACH). Elle est beaucoup plus approximative, en ce qui concerne les sols boréaux : remarquons cependant que les sols sur roche-mère calcaire, étudiés par WILDE et LAFOND dans les régions des Grands Lacs (*Grey wooded soils*), évoluent, sous l'influence des résineux, vers un sol qui se rapproche des podzols, par la formation d'un véritable Mor mycélien, moins acide cependant que celui du podzol typique. Si les formations sont semblables, les associations, par contre, restent différentes sur roches-mères calcaire et siliceuse.

III. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES. — 1° Les groupements végétaux climatiques tendent à former leur propre sol, en imprimant au substratum minéral une évolution pédologique particulière, par le moyen de l'humus qu'ils fabriquent.

Or, on peut distinguer trois types fondamentaux d'humus :

— *Le Mull calcique*, non acide, riche en complexes humiques de synthèse énergiquement liés aux colloïdes minéraux, qui est l'humus de la pelouse.

— *Le Mull forestier*, faiblement acide, à décomposition rapide et pauvre en complexes humiques de synthèse, qui sont liés de façon plus lâche aux argiles : c'est l'humus habituel de la forêt feuillue ; il est décalcifiant ; il favorise un lessivage limité des argiles, mais n'exerce sur elles aucune action chimique.

— *Le Mor (ou humus brut)*, fortement acide, à décomposition lente ; il donne naissance à des complexes résiduels très dispersés et très acides, qui n'offrent aucune liaison avec les colloïdes minéraux, mais exercent sur eux une action destructrice (*podzolisation*).

Ces trois types d'humus influencent de manière prépondérante l'orientation de l'évolution du sol.

Cela nous amène à distinguer trois processus pédologiques fondamentaux, qui sont liés aux trois types d'humus précédents, donc aux trois formations végétales citées.

a) *La calcification*, caractéristique de la steppe ou pelouse (Mull calcique). Dans ce processus, il y a accumulation d'humus de synthèse, qui confère au sol une structure grumeleuse très stable : on n'observe ni décarbonatation accentuée, ni décalcification, et le lessivage des colloïdes reste réduit (chernozems).

b) *Le lessivage*, qui caractérise la forêt feuillue, en climat tempéré (Mull forestier, modérément acide). Les complexes humiques sont moins abondants que dans le cas précédent et leur dispersion est plus aisée. Ils provoquent :

1. — une décarbonatation du profil et même une *décalcification modérée* du complexe absorbant ;

2. — un *lessivage limité* des colloïdes minéraux, c'est-à-dire un simple entraînement mécanique, *sans transformation chimique des éléments* : dans un sol lessivé, les argiles en A et B sont qualitativement semblables, les différences étant seulement quantitatives.

c) *La podzolisation*, processus caractéristique de la forêt résineuse (climat boréal), ou de la lande atlantique, ou enfin d'une formation mixte : lande à Ericacées — forêt résineuse clairière (climat subalpin).

L'humus brut ou Mor, qui forme un horizon A₀ épais superposé au sol minéral, provoque la « podzolisation », c'est-à-dire une véritable dégradation chimique des colloïdes minéraux, avec libération de silice colloïdale, d'oxydes de fer et même d'oxydes d'aluminium ; tous ces éléments

migrent en profondeur, de sorte qu'il ne subsiste plus en A_2 que du quartz très fin.

Il nous paraît donc indispensable de ne pas confondre, dans la nomenclature pédologique, ces deux derniers processus *absolument distincts*, les sols lessivés s'opposant entièrement aux sols podzoliques. Nous sommes d'avis d'éviter les nombreuses expressions, susceptibles de créer des confusions à ce propos : citons, par exemple, le cas des « grey brown podzolic soils » d'Amérique du Nord, qui sont en réalité des sols bruns lessivés.

Remarquons cependant qu'en climat atlantique, une *aggravation du lessivage* (forêt clairière) prépare, en général, l'installation de la lande et par suite la podzolisation.

2° Une même évolution pédologique doit être interprétée d'une façon tout à fait différente, suivant la zone, ou l'étage de végétation climatique, dans laquelle elle a lieu ; ainsi la podzolisation nous apparaît comme une évolution progressive — orientée vers le climax — dans les régions boréales : comme telle, elle n'est pas nuisible. Au contraire, la podzolisation en climat atlantique est nettement une « dégradation » défavorable, qui doit donc être évitée, dans la mesure du possible.

3° Une même formation climacique et le sol qui lui correspond offrent une stabilité très variable, suivant le climat général et suivant la roche-mère ; nous avons noté, à ce point de vue, l'opposition entre la forêt feuillue de l'Est de l'Amérique et celle de l'Ouest de l'Europe. D'autre part, pour cette dernière, la stabilité est plus forte sur roche-mère riche en calcium que sur roche-mère filtrante et pauvre en bases.

Ceci paraît être un phénomène général et doit être attribué, à notre avis, à la position de la formation considérée par rapport à l'optimum écologique : au voisinage de cet optimum, climatique surtout, édaphique ensuite, l'association et son sol sont stables ; au voisinage des conditions limites, ils deviennent instables et doivent souvent laisser la place à des associations concurrentes : c'est le cas de la forêt feuillue en climat atlantique, qui, à la moindre cause perturbatrice, est remplacée par la lande. D'autre part, l'Érablière laurentienne est plus riche en espèces ligneuses que notre Hêtraie, ce qui pourrait lui conférer une stabilité plus grande.

4° Lorsqu'une « évolution régressive » aboutissant à l'installation d'une association secondaire s'est produite, on peut se demander dans quelle mesure l'évolution inverse « progressive », le retour au stade climacique, est possible ?

Lorsqu'il s'agit d'un simple rajeunissement du sol par érosion, la reconstitution de la forêt primitive est facile, à condition que la cause perturbatrice vienne à cesser ; les groupements « initiaux » sont donc toujours très transitoires.

Mais les associations secondaires, nous l'avons déjà souligné, sont plus stables, lorsqu'elles ont provoqué *une nouvelle évolution pédologique* s'opposant à l'évolution climacique normale; il s'agit alors de ce que certains auteurs ont appelé « associations durables ». On peut prévoir que *le retour au stade climacique sera d'autant plus difficile que l'évolution pédologique régressive sera plus poussée*. Cette loi est manifeste, en ce qui concerne la lande atlantique: s'il s'agit d'une *lande jeune* sur sol faiblement podzolique (qui a, le plus souvent, conservé certaines plantes reliques de la Chênaie), l'évolution progressive paraît relativement aisée, la forêt feuillue se réinstalle.

Si, au contraire, il s'agit d'une vieille lande sur podzol, ce retour à l'état primitif est beaucoup plus aléatoire: il paraît certain que la réinstallation *directe* des espèces climaciques n'est pas possible; il est nécessaire, comme l'a démontré DIMBLEBY, de passer par l'intermédiaire d'essences caractéristiques des stades de transition, dont le Bouleau est un bon exemple en climat atlantique; cette espèce peut amorcer une nouvelle évolution favorable et préparer la voie au Chêne.

Cependant, dans certains cas extrêmes, notamment dans certaines stations à climat local très sec (pentes exposées au sud), le retour à la forêt feuillue originelle pourrait être impossible, de façon naturelle, même par l'intermédiaire du Bouleau: on se trouverait alors en présence d'un « paraclimax », auquel il conviendrait d'ajouter deux épithètes: « édaphique » et « topographique ».

5. — DONNEES NOUVELLES EN PHYTOPATHOLOGIE FORESTIERE

SÉANCE DU 5 JUILLET, 9 H.

Président : Lee M. HUTCHINS

D. V. BAXTER : *Differential treatment in American West Coastal Forests bases upon the distribution of certain fungi.* (Vol. préliminaire, p. 117). (Présentation d'un film en couleur sur les forêts de l'Alaska).

L'auteur précise qu'il existe une relation certaine entre les conditions de la station, le traitement de la forêt et la fréquence de la maladie. Les illustrations par lesquelles il le démontre se rapportent aux forêts de la région côtière du Pacifique et de l'Alaska, mais l'application de cette démonstration est valable dans toutes nos forêts.

P. POMERLEAU : La région épargnée par *Fomes pini* occupe-t-elle une grande étendue ?

D. V. BAXTER : Des milles et des milles.

J. S. BOYCE : Le comportement de *Fomes pini* est très variable suivant la région qu'il occupe ; ces variations se manifestent, non seulement par la variété des hôtes, mais aussi sur un même hôte, dans diverses parties de l'aire. Par exemple, la fréquence de *Fomes pini* sur *Pseudotsuga taxifolia* sur la côte pacifique des Etats-Unis et du Canada, décroît du Sud au Nord, si bien qu'à sa limite septentrionale cet arbre est pratiquement indemne. Pourtant, plus au Nord encore, *Picea sitchensis* et *Tsuga heterophylla* sont sévèrement attaqués.

W. P. K. KINDLAY : Existe-t-il une relation entre la fréquence des incendies de forêts et les attaques de *Fomes pini* ?

D. V. BAXTER : En raison de la forte pluviosité, les incendies de forêts sont pratiquement inconnus en Alaska.

J. S. BOYCE ajoute qu'aucune relation significative n'a été trouvée entre la fréquence des incendies et la pourriture de *Pseudotsuga taxifolia* en Oregon.

G. BAZZIGHER : *Données nouvelles en phytopathologie forestière.* (Vol. préliminaire, p. 112).

Présentation de vues diapositives en couleurs sur les attaques d'*Endothia parasitica* sur Châtaignier au Tessin et les inoculations artificielles sur d'autres essences.

(Un chapitre sur les antagonistes des agents pathogènes dans le sol et le rôle des antibiotiques est ajouté au rapport).

L. M. HUTCHINS : Quelle est la résistance des Châtaigniers européens à *Endothia parasitica* ?

G. BAZZIGHER : Certains arbres ont une résistance partielle ; on n'a pas rencontré d'arbres totalement résistants.

R. POMERLEAU remarque que, aux Etats-Unis et au Canada, les données de la chimiothérapie (notamment l'emploi des systémiques) n'ont encore reçu aucune application pratique. Evoque l'importance du flétrissement du Bouleau au Canada, dû à une élévation de la température moyenne.

J. DUFRÉNOY rappelle les essais faits en 1937 par le Professeur FRON pour combattre la maladie de l'Orme par des injections d'oxyquinoléine.

R. ROL cite le cas d'un Orme du jardin de l'Ecole forestière à Nancy, ayant subi ce traitement, et qui est resté indemne tant qu'on a poursuivi les injections d'oxyquinoléine.

RECENT ADVANCES IN FOREST PATHOLOGY IN THE U. S. A.

by L. M. HUTCHINS

Washington (U.S.A.)

Résumé. — La disparition progressive des forêts vierges, l'augmentation des plantations et des forêts aménagées, l'importance et le nombre des maladies introduites, justifient les préoccupations actuelles du service de Phytopathologie forestière de l'U. S. Forest Service.

Actuellement, il est du plus haut intérêt de déterminer les maladies qui s'attaquent aux arbres d'origine américaine plantés dans les divers pays du monde afin de prévoir celles qui pourraient être dangereuses pour ces mêmes arbres dans leur pays d'origine et de prendre des mesures pour prévenir leur introduction. Il faudrait étendre cette surveillance à tous les arbres introduits dans chaque pays : par exemple, le Woodgate rust, qui attaque *Pinus silvestris* aux Etats-Unis, pourrait être dangereux s'il était introduit en Europe.

La création d'un organisme international serait souhaitable.

Exposé de quelques maladies importantes récemment étudiées :

— Flétrissure des Chênes (Oak wilt disease), transmise à courte distance par greffe des racines ; l'agent de transmission à longue distance est inconnu.

— Little leaf disease sur *Pinus echinata*.

— Flétrissure du Bouleau.

— Pole blight sur *Pinus murrayana*.

— Importance du gui dans l'Ouest.

— Nécrose du liber (phloem necrosis) sur l'Orme. Des individus résistants ont été découverts dans le Kentucky.

Pour la protection des bois abattus, des essais concluants ont été faits en saupoudrant les grumes avec des spores de *Trichoderma* qui produisent des antibiotiques.

E. BJORKMAN : *The yellow tip disease of Spruce* (*Picea abies* Karst) *plants in forest nurseries*. (Vol. préliminaire, p. 119).

H. van VLOTEN : Les mêmes symptômes ont été constatés en Hollande dans des sols pauvres, mais non décalcifiés. L'emploi du sulfate d'ammonium a permis de les réduire.

J. S. BOYCE : La carence en azote produit-elle les mêmes effets ?

E. BJORKMAN : Non, la décoloration des pousses est moins prononcée.

J. E. BIER : A-t-on essayé d'introduire des mycorhizes ?

E. BJORKMAN : Oui, sans résultat ; les mycorhizes ne peuvent pas croître à un pH 7 ou 8.

H. van VLOTEN : L'emploi de sols enrichis en mycorhizes a donné de bons résultats à Sumatra et en Australie.

M. I. LEVISOHN : L'emploi de compost de fougères atténue les effets de la carence en potassium.

J. S. BOYCE : A-t-on introduit des cultures pures de mycorhizes ?

E. BJORKMAN : Pas à Sumatra.

B. SOEGAARD : *Resistance tests against infection by Didymascella thujina* (Dur.) Maire in *Thuya plicata* Lamb. (Vol. préliminaire, p. 120).

J. E. BIER : A-t-on isolé des lignées différentes de ce champignon ?

SOEGAARD : Non, mais 3 provenances différentes ont été utilisées. Il faut tenir compte à la fois de la variabilité du champignon et de celle de l'hôte.

J. S. BOYCE : Ce champignon passe l'hiver dans les tissus vivants.

J. E. BIER (Ottawa, Canada) : *Pathologie forestière au Canada* (texte non communiqué pour l'impression).

SÉANCE DU 10 JUILLET, 9 H.

Président : W. P. K. FINDLAY

FLUORINE INJURY TO PONDEROSA PINE IN THE VICINITY OF SPOKANE, (WASHINGTON) AREA

by C. G. SHAW, G. W. FISCHER, D. F. ADAMS, M. F. ADAMS,
D. W. LYNCH and C. JOHNSON

The state College of Washington, and Cooperating Agencies

Washington (U.S.A.)

During the period from 1946 through 1949 severe injury and death of Ponderosa Pine became apparent in an area North of the city of Spokane, Washington. The diseased trees are characterized by a reddening of the needles progressing from the tip downward. Needle density is greatly reduced, severely affected trees retaining their needles for only one to two years rather than for the usual four to six years. The pattern of damage was noted to be zonal, with the great majority of the trees over approximately three square miles at the center of damage being dead. As the distance from this center of damage increases, fewer dead trees are encountered, the symptoms on still living trees are less severe, and fewer trees show symptoms.

At the request of the city of Spokane and the county of Spokane, investigations were undertaken by the State College of Washington, The Forest Insect Laboratory of the U. S. Department of Agriculture located at Cœur d'Alene, Idaho, and the Northern Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station of the U. S. Forest Service, located at Spokane. These investigations have continued since 1949.

Within the area of damage the incidence of black pine scale [*Nuculaspis californica* (COLEMAN)] was extremely high. However, it was found that : (1) The needle discoloration caused by the scale insect has a pattern different from the needle blight typical in the pine damage area. (2) Other severe infestations of black pine leaf scale have always been predisposed by some other weakening factor, usually dust. (3) There was a 95-100 % mortality of this scale insect in the pine damage area during the winter of 1949-50. Nevertheless the pine blight continued unabated.

An intensive study was made in 1949 and 1950 of the growth trends of more than three hundred ponderosa pine trees within the damage area and up to thirteen miles from the center of the area. Analyses of diameter growth of these trees showed that, beginning in 1942, a retardation in

growth has occurred. This growth retardation through 1945 can possibly be attributed to a drop in annual precipitation during those years, a low being reached in 1944. However, since 1946 the annual precipitation increased while the growth trend in the damage area continued downward. From these studies it was concluded that: (1) Some environmental factor other than precipitation has had a detrimental effect on ponderosa pine in the North Spokane area. (2) This effect is centered in one particular area; (3) the intensity of growth retardation and damage is in a zonal pattern from this center.

A careful investigation was made of the role played by climate and parasitic factors in the pine blight problem. From these studies it may be concluded:

(1) Winter injury was a major factor in the blighted appearance of ponderosa pine in the spring and summer of 1949. This condition, however, was prevalent throughout the Inland Empire and extended up into Canada, and was not limited to the principle area of damage. Furthermore, winter injury occurred during the winter and early spring months, whereas the annual blighting and burning of pine needles in the principal damage area occurs mostly during June and July on the new needles of the current year. Also, there has been relatively little winter injury in subsequent years; nevertheless, the typical burning and blighting of ponderosa Pine in the North Spokane area continued.

(2) Although fungous diseases of ponderosa pine could be found in the damage area, all evidence points to these as comprising at most a very minor factor in the problem under investigation.

(3) Another parasite of ponderosa pine, namely mistletoe, occurs in the Spokane area and occasionally is sufficiently severe as to cause a yellowing of the foliage and a decline in growth. However, not a single case of mistletoe infection was found in the area of principal damage. Furthermore the foliage symptoms accompanying mistletoe are distinct from those found in the blight area. Thus mistletoe cannot be considered a factor in the ponderosa pine blight under investigation.

Chemical analyses have been performed on some five thousand samples of ponderosa pine needles. Collections were made from each section of a one hundred eighty square mile area, including and surrounding the area of principal damage. These analyses have revealed: (1) Fluorine, in the form of fluorides, occurs in pine needles from the above mentioned area, varying from four to more than six hundred parts per million of the dry needle weight. Analyses of pine needles from remote stands of ponderosa pine have established the fact that from zero to four or five parts per million of fluorine on a dry weight basis may be considered normal. (2) The fluorine content of the needles varies inversely with the distance from the center of damage and directly with the intensity of the symptoms and severity of the disease.

The maximum concentrations of fluorine in pine needles at different distances from the center of damage were as follows: 1 mile radius, 620 p.p.m.; 2 mile radius, 140 p.p.m.; 3 mile radius, 130 p.p.m.; 4 mile radius, 80 p.p.m.; 6-7 mile radius, 40 p.p.m.; 8 mile radius, 35 p.p.m.; 9 mile radius, 25 p.p.m.; 11-12 mile radius, 8 p.p.m.

Using twelve stationary air sampling units located at varying distances and directions from the center of the damaged area, many hundreds of air samples were taken and analyzed to determine their hydrogen fluoride and sulfur dioxide content. These air analyses have shown that: (1) Except for a small area south of the principal pine damage area, the atmospheric concentrations of sulfur dioxide in the pine damage area and surrounding it are too low to be significant as an independent cause of the blight. (2) Significant concentrations of hydrogen fluoride have been detected in the atmosphere in the pine damage area. These concentrations vary with meteorological conditions, such as the direction and velocity of the wind, and also with the topography of the area. These factors suggest a probable explanation of the shape and outline of the geographic area in which ponderosa pine blight occurs, and similarly of the fluorine concentration zones within the damage area. (3) The highest atmospheric concentrations of hydrogen fluoride were detected within a mile radius of the center of damage. The highest recorded concentration was 351 parts per billion at a sampling station located on a high knoll approximately one mile north of the damage center. (4) No air samples were taken farther from the damage center than seven miles southeast, 3.5 miles south by southwest, 3.25 miles northeast and 3.5 miles north by northwest from the center of damage. The highest detected concentration at these distances was 42.5 parts per billion and most of the other readings were 0-20 p. p. b.

Analyses of rainwater samples from the area under investigation for fluorine content gave results similar to those obtained from the analyses of air samples.

The center of damage of the ponderosa pine blight coincides with an industrial area just north of the city of Spokane. An aluminum reduction works, an oil refinery and a ferro-manganese alloy works are located within the area of principal damage. Certain varieties of gladiolus are well known to be good indicator plants for hydrogen fluoride. Gladiolus were started in Pullman, Washington, in pots of Pullman soil and set out at each of 36 locations at varying distances (1/2 to 15 miles) and directions from the damage center. Six pots of each of two known susceptible varieties (Picardy and Ethel Cave Cole) were placed at each station. At each station half of the plants were sprayed once a week with a protective lime spray. Likewise, potted seedling ponderosa pines were started at Pullman and moved to the Spokane area. At each of fifteen plots half of the pines were sprayed once a week with the lime suspension. All the gladiolus and pines

were watered once a week throughout the growing season. From this simple but quite extensive experiment came the following results: (1) Unsprayed ponderosa pines within three miles of the damage center began to show needle burn soon after the needles had elongated from the buds. Within a radius of two miles from the center of damage very severe burn occurred within three weeks after the needles had elongated. (2) The unsprayed ponderosa pines at the outlying plots (4-8 miles from the damage center) grew luxuriantly with very little if any needle burn. (3) The sprayed potted pines suffered no needle burn except within one-half mile of the center of damage and then markedly less than the unsprayed. (4) Very severe burn resulted on the unsprayed gladiolus within three miles of the center of damage. Nearer the center even the sprayed gladiolus suffered some burn, but far less than the unsprayed. (5) To a less severe, but nevertheless significant degree, the unsprayed gladiolus at distances of 4-6 miles north and south of the damage center showed burn. At these locations the sprayed gladiolus remained free of the burn. (6) The symptoms on the gladiolus were typical of fluorine burn. (7) Inasmuch as calcium compounds have a remarkable affinity for fluorine, forming comparatively inert and harmless (to plants) calcium fluoride, and since the gladiolus and pines sprayed with the lime (calcium oxide) suspension suffered very little or no burn, it is concluded that atmospheric fluorides must have been responsible for the burn in the unsprayed plants. This conclusion in regard to pines is strengthened by another experiment. At two of the plots within a three mile radius of the center of damage native trees were so sprayed each week that lime was regularly applied to approximately half of the foliage of each experimental tree, the other half being left unprotected. Again burn developed on the unsprayed portions of the trees and did not develop on the sprayed portions of each tree. The symptoms on the trees used in this experiment as well as those developing on the introduced, potted seedling pines were identical with those occurring throughout the damage area.

Controlled fumigation experiments with hydrogen fluoride were initiated in 1950 and have continued since that date in small portable, specially constructed greenhouses. Injury comparable to that occurring in the field has been produced on pines and gladiolus in these controlled experiments by fumigation for twenty-four hours in an atmosphere containing twelve parts per billion and less of hydrogen fluoride. Chemical analysis of the tissues of these fumigated plants permits the demonstration of fluorine content.

In 1950, an experiment which we refer to as a reverse fumigation was conducted in the Spokane area. Two portable greenhouses were moved to the damage area. Duplicate sets of experimental plants, including both pines and gladiolus, were introduced into each house. The air circulated in one of the experimental greenhouses was unwashed Spokane air. That circula-

ted in the second house was circulated through a washing tower prior to entering the greenhouse. After three weeks gladiolus and pines in the greenhouse in which unwashed Spokane air was circulated showed symptoms typical of those found in the damage area and those produced in controlled fumigation experiments. The experimental plants in the greenhouse in which washed Spokane air was circulated did not develop such symptoms; rather their foliage remained green and healthy.

Our results prove conclusively that the major factor responsible for the condition known as Ponderosa Pine blight in the Spokane, Washington, area is fluorine in the form of atmospheric fluorides. Investigations of the effects of fluorine on other species are in progress by the authors and others.

RAPPORT GÉNÉRAL

par R. POMERLEAU

Université Laval - Québec (Canada)

Nous n'avons pas cherché, dans ce rapport général, à faire l'examen critique des travaux présentés ni à consigner toutes les discussions auxquelles ils ont donné lieu. Nous avons essayé, au contraire, de dégager les traits essentiels des questions discutées et de souligner les tendances générales.

Tendances actuelles en Pathologie forestière

Par le nombre et l'étendue des travaux en cours sur les maladies épidémiques, il est évident que l'on se préoccupe toujours beaucoup des dangers graves que présentent les organismes exotiques d'introduction récente comme la Brûlure du Châtaignier, la Maladie de l'Orme, la Rouille vésiculeuse du Pin blanc, *Pinus Strobus* L. et la Flétrissure du Chêne. On note cependant qu'un essor nouveau et puissant a été imprimé en ces dernières années à l'étude des facteurs physiques du milieu ambiant, auxquels on attribue maintenant plusieurs maladies graves des arbres forestiers. L'exemple le plus marquant de ce genre de travaux est certes les études effectuées en Amérique du Nord, dont on a pu tirer les preuves que ce désastre, survenu dans des peuplements de Bouleau au Canada et aux Etats-Unis, doit être imputé au relèvement continu de la température moyenne de l'été, depuis vingt-cinq ans surtout. Les nombreux cas signalés de dégénérescence des arbres causée par des carences minérales du sol témoignent aussi que même des maladies graves, telles que le « Little leaf disease », le « Pole blight » et la Brûlure du Pin blanc (*Pinus Strobus* L.) dont les causes demeurent encore obscures, font également l'objet de recherches écologiques très poussées.

Malgré l'expansion rapide des épidémies chez les arbres et l'étendue sans cesse croissante de méfaits attribuables à des agents non parasitaires, on ne doit pas négliger les espèces pathogènes endémiques, dont les effets restent encore considérables dans des pays comme le Canada notamment. On sait, par exemple, que les pertes causées par les caries des bois et d'autres types de maladies atteignent parfois des proportions assez élevées sur d'immenses surfaces boisées. Aussi, avec raison cherche-t-on encore à réduire l'étendue de ces dégâts par des traitements sylviculturaux et surtout par l'aménagement plus rationnel de chaque type de forêt. C'est précisément dans le but de définir les méthodes de lutte les plus appropriées que se poursuivent toujours des études sur la répartition sur le terrain des parasites, particulièrement ceux qui engendrent les caries des arbres, et que l'on continue des travaux pour déterminer les facteurs de pertes selon l'âge dans chaque type de peuplement. En ce qui concerne le rôle actif de la mycorhization dans le comportement plus ou moins déréglé des arbres, tel que le dépérissement de certaines essences, des études en cours indiquent l'intérêt de cette question. Il convient de signaler à ce propos que les problèmes de cet ordre ont surtout été traités pendant la séance spéciale consacrée à la physiologie des mycorhizes.

L'utilisation des caractères héréditaires de résistance à l'infection, comme moyen de lutte efficace contre les maladies des arbres, demeure toujours d'actualité, comme en font foi les nombreux travaux de cette nature sur la Maladie de l'Orme, la Rouille vésiculeuse du Pin blanc, la Brûlure du Châtaignier qui se poursuivent actuellement dans divers pays du monde. Bien que les résultats utiles de ces recherches soient assez maigres, c'est encore là, semble-t-il, que se trouve la solution de plusieurs problèmes épineux de pathologie forestière.

Au cours de ces débats, on a aussi évoqué la lutte chimique contre les maladies des arbres. Sans doute, la chimiothérapie, comme méthode de traitement des infections, n'a pas encore donné des preuves bien concluantes de son efficacité. Toutefois, les études dans ce sens n'ont pas encore dit leur dernier mot et offrent toujours des promesses d'avenir. Il en est de même de l'utilisation de l'antagonisme microbien et des substances antibiotiques pour combattre ou prévenir certaines affections parasitaires dans des circonstances particulières.

Enfin, il a encore été fait mention de la valeur et de la nécessité des recherches dites fondamentales ou basiques dont dépendront largement les progrès les plus marquants dans ce domaine de la protection des forêts. Il est bien admis, en effet, que l'avenir de la lutte contre les maladies des arbres est étroitement lié à l'avancement des connaissances sur les essences forestières, sur les facteurs du milieu où ils croissent et sur les agents pathogènes qui les assaillent. Aussi, la physiologie de l'arbre normal et ses réactions aux modifications du milieu, le rôle des toxines et le mécanisme de

leur action, les principes de la résistance des arbres et de la virulence des organismes pathogènes, le développement du système racinaire et le complexe microbien de la rhizosphère constituent autant de phases de la recherche fondamentale actuellement en cours dont on escompte des résultats utiles.

Conclusion

Pour conclure ce rapport, nous devons résumer les débats sur deux questions d'ordre général soulevées au cours des séances.

La première a trait à la création d'un organisme international de coopération en matière de pathologie forestière. L'utilité d'un tel groupement de spécialistes des maladies des arbres de divers pays est surtout apparue lorsque l'on a rappelé le danger permanent que présente l'introduction de parasites nouveaux et agressifs dans un pays ou un continent. En outre, ces réunions, pendant le Congrès international de botanique à Paris ont souligné l'intérêt de ces rencontres et des échanges de vues entre pathologistes forestiers venant de plusieurs pays et de la meilleure diffusion des résultats d'études effectuées dans des parties parfois éloignées du monde. On a convenu cependant, qu'un groupement nouveau ferait double emploi et que, pour le moment, du moins, ce rôle pouvait être rempli par la section de la Protection des forêts de l'Union des Instituts de Recherches forestières, qui se réunit sous les auspices de la F.A.O. Au surplus, la section de Botanique forestière des Congrès Internationaux de Botanique sera toujours un cadre très convenable pour ces séances d'étude.

La deuxième question, qui fait pendant à la première, concerne précisément l'organisation des réunions spéciales de pathologie forestière lors du prochain Congrès international de Botanique qui doit se tenir dans cinq ans au Canada. Tout laisse présager que dans un pays où ce domaine a pris un essor considérable, les circonstances seront particulièrement favorables pour donner à nos travaux une ampleur encore plus grande. A ce propos, on a émis le vœu que des colloques sur des sujets de grande portée soient préparés assez tôt à l'avance et que des spécialistes de divers pays soient invités à exposer leurs points de vue sur ces questions. En outre, on a semblé préférer, à la lecture *in extenso* des communications, la distribution au préalable des textes et la présentation de courts résumés pendant les séances, de manière à laisser plus de temps aux discussions.

6. — *PHYSIOLOGIE DES MYCORRHIZES*

SÉANCE DU 12 JUILLET, 9 H.

Président : G. BJORKMAN

RAPPORT

RECENT PHYSIOLOGICAL INVESTIGATIONS INTO MYCORRHIZAL RELATIONS
IN FOREST TREES

by ELIAS MELIN

Uppsala (Suède)

It has been shown in my institute that different tree mycorrhizal fungi, in several respects, have quite different physiological properties. It is therefore of great interest to find out the reason for their infecting the roots leading to mycorrhizal associations. Several explanations have been suggested in this connection. Only BJORKMAN's (1942) theory may be referred to here. From certain experiments he concluded that the infection by mycorrhizal fungi is regulated by the amounts of soluble carbohydrates present in the roots of the trees.

By means of the isotope technique we have recently been able to prove that tree mycorrhizal Basidiomycetes receive carbonaceous material from the roots (1). As test material we used pine seedlings grown in wide-necked Erlenmeyer flasks and inoculated with known mycorrhizal fungi. When mycorrhizae had been formed (after about 1 month), the seedlings were exposed to an atmosphere containing C^{14} -labelled CO_2 . The time of exposure was 1/2 - 1 hour in 2/3 daylight in clear weather. After the exposure the flasks were left untouched for 5 hours, after which the plants were removed and their roots carefully washed. After that, the hyphal sheaths were dissected away under microscopic control and placed in groups of 15 - 20 in the same weighing tube. They were dessicated and weighed on a microbalance. Their carbon content and subsequently the radio-activity of the carbon was determined.

It was evident from these experiments that considerable amounts of carbonaceous material originating from photosynthesis had been transferred from the roots to the hyphal sheaths of the mycorrhizae. It is remarkable that the amounts of labelled carbon transferred to the fungal associate were of the same order of magnitude as those remaining in the root.

(1) These experiments were carried out in co-operation with HARALD NILSSON.

It may be concluded that a similar flow of organic material occurs under natural conditions. It seems likely that a part of this material may function as a source of energy for the fungus. However, the fungal associates also seem to receive other metabolites from the roots which are essential for their development.

The effects of root-metabolites on tree mycorrhizal fungi have recently been studied in my institute by using cultures of excised roots. Aseptic roots were for this purpose grown in suitable media (WHITE 1943, SLANKIS 1951) in Erlenmeyer flasks for some time. The nutrient solutions of the root cultures were then substituted by media fairly optimal for many mycorrhizal Basidiomycetes studied. The basic solution (sugar and salts) was supplemented with a mixture of 10 B-vitamins and 19 amino acids in the same proportions as in casein hydrolysate. The flasks were inoculated with hyphal suspensions of various fungi known or presumed to produce mycorrhizae with conifers. In the first instance the effect of pine roots on the growth of mycorrhizal Basidiomycetes was studied. The fungal growth was very much favoured by the roots, although the effect was different in various cases. The least influence was found in the case of *Boletus*-species, such as *B. subtomentosus* and *B. bovinus*, and in *Amanita muscaria*, the largest one in *Cortinarius glaucopus*, *Pholiota caperata* and *Russula xerampelina*.

It was concluded from these experiments that pine roots produce one or more growth-promoting metabolites — conveniently called factor M — which are essential to the growth of tree mycorrhizal fungi. It may be assumed that the fungi concerned are deficient in this root-produced substance, although the degree of this deficiency varies widely in the case of various species. It is also remarkable that *Boletus elegans* — in nature associated only with the larch — was favoured by the pine roots.

In similar experiments the influence of excised tomato roots was studied. They were found to affect the growth of tree mycorrhizal fungi in the same manner as pine roots. Since tomato roots grow much more rapidly in pure culture than pine roots, they have been used to a large extent for further studies on the M-factor.

The M-factor was found to be produced also by several other plants studied, e.g. *Cannabis sativa*, *Lepidium sativum*, *Medicago sativa*, *Pisum sativum* and *Triticum vulgare*. This indicates that it has a wide-spread occurrence in roots of different plants quite distantly related to each other.

The influence of the M-factor on the growth of tree mycorrhizal Basidiomycetes was also studied on nutrient agar plates by using the auxanographic method (MELIN 1954). As an inoculum a homogeneous hyphal suspension of *B. variegatus* was used, mixing it thoroughly with the nutrient agar. The basic medium was supplemented with B-vitamins and amino acids, as mentioned before. Excised roots placed either directly in the nutrient agar or in celluloid sacs in the agar caused a rapid development of the fungal co-

lonies. It is obvious from this and other similar experiments that the growth-promoting metabolite had, at least in part, been exuded from the roots to the rhizosphere. In other experiments it was demonstrated that attached roots of aseptically grown pine also exuded substances which had the same growth-stimulating effect.

The M-factor, however, does not only occur in the roots in a form soluble in water. Pine-roots were allowed to exude for 6 days in Erlenmeyer flasks having a maximum fungus medium, and were then transferred to new flasks with the same nutrient solution. The two sets of flasks were simultaneously inoculated with a hyphal suspension of *B. variegatus*. The exudates doubled the growth during 6 days but the living roots having yielded these exudates exercised a considerably greater growth-promoting effect. In another experiment excised pine roots were boiled for 5 minutes and then allowed to extract at + 6° C during 6 days, after which the influence of the extracts and the extracted roots on *B. variegatus* was studied. The latter had a much greater stimulating effect than the former. Similar results were also obtained in the case of tomato roots. These and other experiments seem to indicate that the M-factor is comprised of at least two components, one of which is soluble and the other insoluble in water. However, the latter also seems to be available to the fungal hyphae, presumably due to their enzymatic activity.

It is not possible, as yet, to identify the M-factor. It may be assumed to be a substance intimately connected with the metabolism of roots cells. It doesn't seem to be included among known B-vitamins, purine and pyrimidine bases and the amino acids in casein-hydrolysate.

However, the roots produce not only growth-promoting but also growth-retarding substances. It was demonstrated that pine and tomato-roots which had been freeze-dried or dried in a desiccator at room-temperature exercised an antibiotic action on *B. variegatus*. This indicates the presence of one or more exuded antifungal metabolites.

It is surprising that the growth-retarding metabolites are exuded more easily from non-living (unheated) than from living roots. This finding cannot so far be satisfactorily explained, being possibly due to a comparatively low rate of permeability of their molecules through the plasma-membranes. Another explanation may be that the metabolites concerned are formed preferably in the internal parts of the roots and have some difficulty in passing through the living cortex-cells.

Air-dried or freeze-dried tomato roots which were later autoclaved or heated up to 105° C had a strong growth-promoting effect, which seems to show that the antifungal metabolites mentioned are thermolabile.

The antifungal effect of dried pine-roots was less pronounced than that of dried tomato-roots, although it seems to vary under different experimental

conditions. However, environmental influences on the formation of the root-metabolites in question have so far not been studied in detail.

In the case of the pea, growth-inhibiting substances were freely exuded from living excised roots. It seems likely that the antifungal root-metabolites are chemically different in various kinds of plants.

Although the investigations into root-metabolites regulating fungal growth have not yet been concluded, there is experimental evidence which indicates that the formation of mycorrhizae in trees is regulated by growth-promoting as well as growth-inhibiting substances. The M-factor induces a strong development of the mycorrhizal hyphae around the roots, and may no doubt be an important cause of their invading them. Primarily the mycorrhizal fungi may be considered as parasites, although they differ from real parasites in that substances toxic to the host are not generally produced. Mycorrhizal equilibria appear to be established by defensive action of the host with the aid of growth-inhibiting substances.

However, the M-factor is not specific for certain tree-roots and apparently occurs in a great number of plants little related to each other. It partly exudes through the plasma membranes of root cells and may consequently be common in the rhizospheres of various plants. Hence, the M-factor cannot explain why mycorrhizal fungi are usually more or less specialized. As mentioned before, even *B. elegans*, which belongs to the most specialized species, was stimulated by the roots of many different plants. There is much in favour of the hypothesis that the ability of several mycorrhiza-forming Hymenomycetes to associate in nature with only one or a few genera of trees may be due to root-metabolites exercising antifungal influences and therefore preventing mycorrhizal associations.

E. BJORKMAN: There is a very interesting coincidence between the results obtained by prof. MELIN and the observations made at my own investigations (BJORKMAN 1942, *Symb. Bot. Ups.* VI: 2). In this work regarding the conditions for the formation of ectotrophic mycorrhiza in pine and spruce I found that such factors which favoured a surplus of soluble carbohydrates in the roots (a certain deficiency of N or P and a high light intensity; *cfr* the experiences in prof. BAYLIS' paper) caused a good mycorrhiza-formation, but at the same time it was stated in pure culture experiments that even in such cases when mycorrhiza could not be formed the inoculated fungi grew very well *around* the roots but not in other parts of the substratum. This fact was interpreted as depending on root excretion of growth-promoting substances. This effect is probably the primary one in the attraction of the fungi to the roots, while the formation of ectotrophic mycorrhiza, however, depends on the concentration of soluble carbohydrates *within* the roots.

I. LEVISOHN fait observer que l'association mycorrhizienne est une sorte de « faute de mieux » pour les arbres forestiers; elle devient inutile dans les conditions optima de nutrition. En outre, la présence des mycorhizes augmente la résistance aux maladies (chlorose), chez *Pinus*, et *Picea*.

J. L. HARLEY : *Salt absorption by beech mycorrhizas* (Vol. préliminaire, p. 127).

I. LEVISOHN note que l'addition d'engrais phosphatés exerce, sur les plants de Pin ou d'Epicéa, une stimulation de la croissance plus ou moins importante, suivant la nature du champignon des mycorhizes, l'effet maximum étant obtenu avec *Boletus*.

I. WAHL : *Mycorrhiza of Aleppo pine in Israël* (Vol. préliminaire, p. 130).

I. LEVISOHN : En Angleterre, *Pinus halepensis* ne forme pas de mycorhizes intracellulaires, dans les sols dépourvus de *Rhizoctonia*.

J. KRAMER and R. H. HODGSON : *Differences between mycorrhizal and non mycorrhizal roots of Loblolly pine* (Vol. préliminaire, p. 133).

B. BOULLARD : *L'infection mycorrhizienne expérimentale des plantules d'Hedera Helix* (Vol. préliminaire, p. 134).

SÉANCE DU 12 JUILLET, 14 H.

Président : E. BJORKMAN

S. A. WILDE : *La symbiose des arbres et des organismes inférieurs : sa nature et son importance en sylviculture* (Vol. préliminaire, p. 123).

F. MARIAT : *Remarques sur la tubérisation chez les Orchidées et Poa annua* (Vol. préliminaire, p. 123). 9

G. SEGRETAINE : *Nécessité de la symbiose pour maintenir Poa annua à l'état vivace* (Vol. préliminaire, p. 123).

A une question de H. BURGEFF, G. SEGRETAINE répond que la culture du champignon symbiotique n'a pu être réussie.

B. PEYRONEL observe que l'isolement et la culture des champignons endophytes réussissent rarement; ils nécessitent des techniques spéciales; il déclare n'avoir jamais observé d'endophytes dans *Poa annua*.

B. BOULLARD estime que le photopériodisme pourrait jouer un rôle dans la formation des mycorhizes. Le champignon ne semble pas jouer un rôle direct dans la nutrition de la plante, mais indirect lorsqu'il est digéré par elle. Le maximum de vitalité du champignon paraît lié à une phase de fa-

brication intense de glucides par la plante (forte lumière), il serait ensuite digéré par elle (faible éclaircissement) et lui fournirait alors d'hypothétiques hormones de floraison.

I. LEVISOHN : *Influence of mycorrhizal mycelium on forest tree seedlings in the absence of mycorrhizal infection* (Vol. préliminaire, p. 131).

G. T. S. BAYLIS : *Experiments with mycorrhizas of some new-zealand plants* (Vol. préliminaire, p. 135).

J. M. WILSON estime que, dans l'expérience mentionnée, P 32 peut avoir été fixé fortement par les horizons de surface, de sorte que les solutions du sol n'auraient entraîné que de petites quantités d'éléments marqués.

B. PEYRONEL : Un point a tout particulièrement attiré mon attention, c'est celui concernant l'influence qu'exerce l'intensité de la lumière sur le degré d'infection mycorrhizien. Les données de M. BAYLIS sont en plein accord avec des observations que j'ai faites, il y a une quinzaine d'années, sur un certain nombre de Phanérogames herbacées (*Viola biflora*, *Oxalis Acetosella*, *Circaea alpina*) et sur une Hépatique (*Fegatellea conica*) se développant dans des conditions différentes d'éclaircissement. Dans les stations ouvertes, ensoleillées, la mycorrhizie atteint son maximum, dans les stations plus ou moins ombragées on observe un parallélisme très net entre la diminution de l'intensité lumineuse (mesurée avec une cellule photoélectrique) et la diminution de l'intensité de l'infection mycorrhizienne. J'ai cherché une explication de ce fait dans la modification du pourcentage, rapport C/N qui se vérifie par effet de la diminution de l'intensité lumineuse et aussi dans une production probablement moindre de la part de la plante hôte, de substances de croissance.

J'ai publié ces observations dans « *Chanousia* », organe du Jardin alpin Chanousia au Petit Saint-Bernard, et dans les « *Atti dell'Accademia delle Scienze di Torino* » en 1941.

B. MOSSE : *Fructifications of a vesicular-arbuscular mycorrhizal Fungus* (Vol. préliminaire, p. 137).

COMMUNICATIONS DIVERSES

SÉANCE DU 12 JUILLET, 14 H.

Président : V. KUJALA

G. GARDNER : *Note sur la densité d'espèces ligneuses des flores arctiques (subarctiques) et boréales en Amérique septentrionale, comparée à la densité des mêmes espèces croissant entre les 45° et 50° parallèles.* (Vol. préliminaire, p. 141).

F. BUELL and **J. Mc CORMICK** : *New Jersey coastal plain watershed vegetation and prescribed burning.* (Vol. préliminaire, p. 139).

J. POURTET : *Pinus rigida*, souvent introduit en France est considéré comme médiocre et a déçu les reboiseurs. En est-il de même en Amérique ?

F. BUELL répond que ce n'est pas un bois d'œuvre mais un bois d'industrie intéressant : piquets et surtout pâte exploité à la révolution de 75 ans. On cherche à l'améliorer par sélection.

J. POURTET : Le rôle très utile du « petit feu » pour la minéralisation de l'humus a été également constaté par **DUCHAUFOUR** dans les Landes de Gascogne.

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE
DU GENRE *FRAXINUS*

par **M. FUKAREK** (1)
Sarajevo (Yougoslavie)

I. — *La distribution géographique du Frêne oxyphyllé en France*

Les règles de la nomenclature font appeler le Frêne oxyphyllé *Fraxinus angustifolia* Vahl, alors que les noms : *F. oxycarpa* Willdenow et *F. oxyphylla* Marschall-Sieberstein sont seulement des synonymes.

Les distinctions faites dans les flores sont assez variables : **COSTE** note *F. angustifolia* comme variété de *F. excelsior*. **BONNIER** les considère comme deux espèces différentes. **FOURNIER** divise l'espèce qu'il appelle *F. oxyphylla* en 3 sous-espèces.

(1) Présenté par **M. ROL**.

La répartition du Frêne oxyphyllé en France affecte toute la bordure méditerranéenne, de la frontière espagnole à la frontière italienne, avec une pénétration marquée vers le Nord dans la vallée du Rhône. C'est lui encore, et non le Frêne commun qu'on trouve dans la région atlantique dans la forêt landaise, et il est à remarquer que dans les peuplements de Chêne pédonculé de la vallée de l'Adour il fait partie d'une association végétale très voisine de celle des chênaies inondées de Slavonie.

De même, quoique certains auteurs n'y aient mentionné que *F. excelsior*, *F. angustifolia* existe également dans les Charentes. DE ROCHEBRUNE et SAVATIER l'y ont cité dès 1860.

II. — Qu'est-ce que le *Fraxinus parvifolia* LAMARCK ?

En 1786, LAMARCK a décrit un *Fraxinus parvifolia* en ces termes : « *Fraxinus foliis ovatis serratis, sessilibus, floribus apetalis, capulis angustis, ala sensim latescente, et apice retusa terminatis* ». S'appuyant sur cette description, plusieurs botanistes ont trouvé cette espèce dans la région méditerranéenne, mais l'ont en général ramenée à l'espèce *F. oxyphylla* M. Bieb. ou *F. oxycarpa* Wild, c'est-à-dire en fait, à toute la série des synonymes de *F. angustifolia* Vahl.

La récolte d'un nombre important d'échantillons que nous avons faite dans la région balkanique et particulièrement en Yougoslavie, ainsi que l'examen de nombreux herbiers européens nous permettent de conclure que *F. parvifolia* Lamarck ne peut pas être considéré comme une espèce propre, mais n'est qu'une forme jeune du Frêne oxyphyllé. Toutefois, n'ayant pas eu la possibilité de prendre connaissance des exemplaires originaux de Lamarck, nous avons continué à classer *F. parvifolia* comme une variation. Plusieurs botanistes dont BORNMÜLLER en Bulgarie, avaient déjà fait cette constatation que la forme *parvifolia* ne se rencontrait pas à l'état adulte. Les observations que nous avons pu faire nous-même il y a deux ans lors de notre voyage en France et en particulier dans la région d'Avignon, ainsi que les herbiers consultés à Montpellier ont encore confirmé cette hypothèse.

Enfin, nous avons pu voir au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris l'exemplaire original de l'herbier LAMARCK. C'est sans aucun doute un jeune rameau à feuilles en effet petites, plus arrondies, grossièrement et irrégulièrement dentelées. Et dans le même herbier, un échantillon de Frêne oxyphyllé typique cette fois a été étiqueté par LAMARCK lui-même : « *F. parvifolia* : les folioles ne sont petites, arrondies ou ovales, que « sur les jeunes individus et sur les rameaux inférieurs, mais lorsque l'individu est en arbre, les folioles sont pointues et semblables à celles de cet échantillon ».

Par ailleurs, beaucoup d'auteurs relient *F. parvifolia* Lamarck à *F. rotundifolia* MILLER dont la description s'en rapproche beaucoup.

III. — *Qu'est-ce que Fraxinus australis* GAY (inédit) *apud* GRENIER et GODRON ?

Cette espèce est indiquée pour la France et l'Espagne. Les nombreuses collections d'herbiers que nous avons consultées à Montpellier et à Paris, ne fournissent sous ce nom que des variations du Frêne oxyphyllé, sans toutefois que nous ayons trouvé l'exemplaire original. Il en est de même pour la flore de BONNIER.

IV. — *L'exemplaire original du Fraxinus sogdiana* BUNGE.

Les collections européennes possèdent peu d'exemplaires des frênes du Turkestan du groupe « *potamophila* ». L'étude en est de ce fait compliquée, *F. sogdiana* est donc considéré par certains auteurs comme une variété de *F. angustifolia*, et par d'autres comme une espèce définie.

Nous avons retrouvé au Muséum de Paris l'exemplaire original sur lequel a été faite la description de BUNGE. C'est un rameau de Frêne oxyphyllé. La localité mentionnée et la description correspondent à celles qui sont données par BUNGE dans son travail intitulé : « Beitrag zur Kenntniss der Flora Russlands und der Steppen Central-Asiens ».

Un échantillon du Muséum de Paris présente une certaine ressemblance avec un autre de *F. rostrata* Guss; mais ce dernier, pris sur un jeune rameau peut prêter à confusion.

J. CHARDENON : *Les Peupliers américains d'importation récente*. (Vol. préliminaire, p. 144).

A la demande de R. ROL, l'auteur précise que l'aoûtèment commence au moment où le bourgeon terminal se ferme. Suivant les types, ce stade se produit de fin août à décembre, rendant le bourgeon sensible aux gelées tardives d'automne.

FOREST BIOLOGICAL LINE INVESTIGATION IN FINLAND

by Viljo KUJALA

Forest Research Institute, Helsinki

The Third National Forest Line Survey in Finland, conducted under the direction of Prof. Yrjö ILVESSALO, will soon be completed at the Forest Research Institute. The field works have been carried out during the summers 1951-53.

This investigation has been basically biological from the very outset. For instance the classification of forest stands has been performed on the basis of vegetation (CAJANDER'S forest types) and naturally also on the basis of the kinds of wood.

Notes had already been taken during the Second Line Survey on the occurrence of some significant ground vegetation species on the survey lines. In the Third Survey one biologist was included in each of the 16 survey groups. His sole task was to make biological observations.

Many advantages were gained by including a biological investigation in the estimation of forest resources. Among other things the following data obtained by the survey groups form an « unsolicited gift » to the biological investigation.

- (1) accurate determination of the observation point on the ground and on the map;
- (2) report on the soil of the observation point;
- (3) accurate data on the tree stand and growth of trees at the observation point.

This coupling of investigations of different nature also resulted in some disadvantages.

The distance between the lines was 12,5 km, except in Lapland where it was 25 km. The total length of all the lines was 25.000 km and a section about 5 km in length was investigated daily. The breadth of a line was 10 m only.

Concerning the work programme the following may be mentioned:

The investigation was carried out in two phases: (1) On sample plots of 0,1 ha and (2) on the spaces between them. The sample plots were situated exactly 1 km apart along the line. The biologist noted down all vascular plant species and moss and lichen growth on the plot on a percentual scale. A 10 × 10 m sample plot was located in the centre of the 0,1 ha sample plot in question. The percentage of each plant species (including mosses and lichens), the height of the moss and lichen carpet, and the height and fertility of the *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, and *Empetrum nigrum* (coll.) were noted down from this 10 × 10 sample plot. Moreover, observations were made on some climatic-regional characters of the trees, some rot fungi and certain animals. On treeless sample plots, for instance on swamps, the investigation had to be curtailed somewhat as the estimation group could stop on them for a shorter period only.

On the spaces between the sample plots the biologist had to note down certain vascular plant species and some animals. The species selected for this record were species which are not very rare in Finland but have a more or less uneven distribution — e. g. northern, southern, eutrophic or very oligotrophic species. Very common species were disregarded since a sufficiently representative observation material of these plants would be accumulated

already from the sample plots. Rare species on the other hand occur too seldom on the line for to be useful.

A sample of all plants that could not be identified on the spot had to be mailed to the Forest Research Institute. A great number of such samples, especially of mosses and lichens, accumulated.

Since this extensive observation material has been collected from lines that ran as straight as a ruler and the vegetation sample plots have been located at the spots shown by measuring tape, the material is particularly suitable for statistical treatment. The land can be divided into natural regions and it is possible for instance to draw an accurate picture of the differences in vegetation in the different region.

Finally I should like, however, with the aid of some maps and a table, to give a few results in order to point up the nature and usefulness of this kind biological line study.

By synthetising maps for ecologically related species the land has been divided into 9 ecological regions.

This regional division can be used as a basis for the comparison of plant communities.

As far as they are concerned I refer only to the analysis attached to the duplicated text. It gives a plant list for spruce stands over 80 years of age of the *Vaccinium myrtillus* type, by 5 regions from the southern half of Finland, and the corresponding frequency percentage of each species.

Although the plant species in this forest vegetation type are almost the same in all 5 regions plenty of differences can be established between those as regards the abundance of the species. These differences are obviously attributable to climatical and site factors. Thus in the climatically more favourable regions the frequency of more exacting species increases whereas with species thriving on poor sites and tolerating the cold northern climate the frequency grows in the more unfavourable regions. Although Finland's forest vegetation types have been distinguished in great detail they thus still show remarkable regional variation. Vegetation is really a rather sensitive ecological indicator.

A la demande de M. JACAMON, l'auteur précise que les lignes d'investigation ont été orientées S.-O. - N.-E., afin d'être parallèles à l'influence de la mer qui est dominante sur la végétation et détermine de véritables zones de climat alignées perpendiculairement à cette direction.

II. — Anatomie du bois

Président : B. J. RENDLE (*Princes Risborough, U.K.*).

Vice-présidents : K. A. CHOWDHURY (*Dehra-Dun, Indes*); † W. W. VAROSSIEAU (*F.A.O.*).

Organisateur : D. NORMAND (*Nogent-sur-Marne*).

Secrétaire général : H. E. DADSWELL (*Sth Melbourne*).

SÉANCE DU 2 JUILLET, 15 H

Président : B. J. RENDLE

ADRESSE PRÉSIDENTIELLE

For the first time in an International Botanical Congress we have a Section of Wood Anatomy. This is a recognition of the growing importance of the subject. The development of wood anatomy in recent years has been closely linked with the International Association of Wood Anatomists. It was at the 5th International Botanical Congress, at Cambridge, in 1930, that it was decided to form the Association, but it was in Paris, in the following year, on the occasion of the Congrès International du Bois et de la Sylviculture, that it was formerly constituted. I cannot let this occasion pass without paying a tribute to the memory of Samuel J. RECORD, the founder of the Association.

The first half of the twentieth century has seen a growing appreciation of the idea that the natural classification of plants should be based on the plant as a whole. This period has been marked by the large number of papers on systematic wood anatomy so ably summarised by METCALFE and CHALK in their *Anatomy of the Dicotyledons*. When I began to study wood anatomy it struck me as strange that so much work had been done on the anatomy of fossil woods and so little on living woods. This was especially true of the Coniferae. It would seem that in the nineteenth century the main application of wood anatomy was to palaeontology rather than to the botany of the living plant or the utilisation of timber. It is mainly in the last fifty years that timber as a material of construction has come to be regarded as worthy of scientific study. What are the reasons for this remar-

kable development of the science of wood technology? One reason, I suggest, is the invention of the aeroplane. Wood has been used in two world wars for the highly exacting purpose of aircraft construction. Formerly wood was the concern of the carpenter and the cabinet maker, using traditional methods. But as a material for aircraft construction wood claimed the attention of engineers and scientists of all kinds, including wood anatomists. The successful use of timber in aircraft construction has resulted in its being employed more efficiently in many other branches of engineering.

Another thing that has stimulated interest in wood anatomy is the realisation that supplies of the traditional timbers of commerce are limited. We must make more use of the timbers of tropical forests and in order to do so we must study their technical properties. Wood anatomy plays an important part in the scientific survey of the world's timber resources and in ensuring their full and effective utilisation. The branch of wood anatomy known as silvicultural relations, covering studies of timber grown under controlled conditions, will become increasingly important as natural forests are replaced by plantations. I think I can safely prophecy that our successors in the field of wood anatomy will not have the trouble of identifying hundreds of different species of timber from mixed natural forests. It is only a matter of time before the natural forests are replaced by plantations or by intensively managed improved forests comprising a few selected species — if indeed timber of any kind is wanted. Alas, our carefully phrased anatomical descriptions and beautiful photomicrographs will then be of interest only to the palaeobotanist and the archaeologist.

RELATION ENTRE LA RETRACTIBILITE ET LA STRUCTURE DU BOIS

SÉANCE DU 5 JUILLET, 9 H.

Président : W. W. VAROSSIEAU

RAPPORT

ANISOTROPIE DE RETRAIT TRANSVERSAL DU BOIS

APERÇU BIBLIOGRAPHIQUE DES EXPLICATIONS PROPOSÉES

par A. MARIAUX et D. NORMAND

Centre Technique Forestier Tropical (Nogent-sur-Marne)

Le retrait du bois au séchage est généralement considéré comme ayant sa cause essentielle dans l'affinité de la cellulose des membranes et peut-être d'autres substances vis-à-vis de l'eau, affinité qui ne résiste pas à l'abaissement de l'humidité ambiante. On explique par l'organisation des micelles de cellulose la différence entre la rétractibilité longitudinale, normalement très faible, et la rétractibilité transversale, bien plus importante.

La cause de l'inégalité de celle-ci suivant les directions, dans un même échantillon, reste plus incertaine et aucune explication vraiment satisfaisante et générale n'a été fournie à ce problème.

Différentes hypothèses ont été proposées, appuyées sur des observations ou sur des raisonnements. Leur diversité est le reflet du nombre des facteurs a priori vraisemblables; par exemple conséquences de la disposition des tissus du bois, inégalités de constitution chimique, ou de structure des parois d'un même tissu.

Pourtant cette supériorité du retrait tangentiel sur le retrait radial est un fait extrêmement général, quel que soit le type de bois. Le rapport T/R des deux rétractibilités varie dans une large mesure. Clarke signale des résultats échelonnés de 1,1 à 7,9 pour des mesures sur 200 échantillons représentant 60 espèces prises dans 23 familles de feuillus.

Nous résumons ici les principaux travaux sur la question dont nous avons eu connaissance. Nous nous excusons des omissions éventuelles.

Nous allons passer en revue les différents facteurs possibles dans l'ordre suivant :

1. les rayons ;
2. l'inclinaison fibrillaire dans les parois cellulaires ;
3. les propriétés des parois et de la lamelle moyenne ;
4. d'autres facteurs.

Nous terminerons par l'exposé de points qui pourraient faire l'objet d'une discussion entre les membres du Congrès.

1° — FACTEUR PROPOSÉ : RAYONS

La première hypothèse avancée fut, à notre connaissance, celle de S. H. CLARKE, en 1930.

Le retrait radial est généralement inférieur au retrait tangentiel. Rapprochant ce fait de l'allongement radial des cellules de rayons de beaucoup de bois, Clarke supposa que ces cellules se comporteraient au retrait radial comme les fibres au retrait longitudinal, par suite d'une disposition analogue de la structure des parois. Se rétractant peu dans le sens radial, les rayons diminueraient le retrait du bois dans ce sens.

Il éprouva cette hypothèse en mesurant des éléments isolés de bois de feuillus. Il trouva que les rayons séparés du bois se rétractent moins que le bois total en direction radiale, et plus en direction longitudinale. Il constata en outre : 1°) que les dimensions externes de chaque cellule sont déterminées par le retrait de la lamelle moyenne, la paroi secondaire se rétractant sur celle-ci ; 2°) que les fibres se rétractent également dans les sens radial et tangentiel, tandis que les cellules à parois plus minces sont déformées en compensation du retrait radial plus élevé des fibres comparé à celui du bois total.

En 1936, W. L. GREENHILL analysa les résultats de ses mesures de rétractibilité sur de nombreux bois australiens. Il constata d'une façon très générale une différence entre la valeur du « point de saturation » déterminée à partir des graphiques de retrait tangentiel et celle du point de saturation déterminée à partir des graphiques de retrait radial. La différence, en faveur du point de saturation tangentiel (qu'il juge préférable d'appeler « point d'intersection ») est généralement faible, mais parfois assez considérable.

Une cause probable a semblé être l'effet restrictif des rayons du bois. D'après une explication proposée par MATTI-JALAVA, ceux-ci seraient présumés empêcher le retrait radial jusqu'à ce que la teneur en humidité soit tombée notablement en-dessous du point de saturation de la fibre, et qu'une certaine tension se soit développée dans le bois.

Si cette explication est correcte, il peut être admis que : des bois avec un grand rapport de retrait tangentiel à radial T/R (c'est-à-dire, d'après l'hypothèse, à gros rayons) montreront aussi la plus grande différence entre

les deux points d'intersection graphiques. GREENHILL a confronté, pour 60 espèces étudiées, les rapports T/R avec les différences de points d'intersection. Il déclare n'avoir trouvé qu'une maigre preuve de la responsabilité des rayons.

D'autre part, l'hypothèse de l'action des rayons entraîne que dans des coupes privées de rayons le retrait et le point d'intersection seraient les mêmes radialement et tangentiellement. GREENHILL a fait cette expérience sur de petites éprouvettes exemptes de rayons (sauf quelques petits rayons unisériés) choisies dans de nombreuses espèces de *Casuarina*. Les points d'intersection obtenus ne diffèrent pas notablement de ceux obtenus avec les éprouvettes contenant beaucoup de gros rayons. Toutefois le retrait radial des éprouvettes presque libres de rayons est nettement plus grand que celui du bois entier, mais encore bien inférieur au retrait tangentiel.

Pour G. J. RITTER et R. L. MITCHELL (1939) la disposition prédominante des cristallites de cellulose des cellules de rayons est approximativement dans la direction transversale de ces cellules, donc dans la direction longitudinale du bois. Cette constatation, qui a été faite sur des rayons de tilleul, est en désaccord avec les anciennes conceptions, selon lesquelles il était admis que les cristallites de cellulose étaient allongés dans le sens de la longueur des cellules de rayons, qui est le sens radial du bois. Elles auront de la sorte peu ou pas d'action restrictive sur le retrait radial du bois.

En 1952, G. J. RITTER et R. L. MITCHELL ont recherché une vérification expérimentale de l'affirmation précédente. Des sections radiales minces de bois de Pin comportant des cellules de rayons sur une face et des trachéides sur l'autre face ont été séchées sans qu'elles manifestent une courbure prépondérante du côté des cellules de rayons.

En outre, des cellules de rayons isolées et délignifiées ont été mesurées avant et après séchage et leur retrait a été très voisin du retrait radial du bois.

Enfin des mesures de retrait ont été faites sur de petits blocs de bois de Pin dont les rayons avaient été éliminés par une action spéciale de dégradation. Les résultats sont comparables à ceux obtenus sur le bois normal.

Les auteurs en concluent que les cellules de rayons peuvent être exclues des différents facteurs responsables de l'inégalité des retraits radial et tangentiel.

En 1952 également, A. B. WARDROP et H. E. DADSWELL ont étudié par des méthodes optiques et de rayons X la structure des cellules du parenchyme vertical et de rayon dans un certain nombre de bois feuillus.

Ils ont observé dans la paroi primaire du parenchyme de rayon de *Grevillea robusta* (Protacée) une orientation micellaire inclinée à 80-90° par rapport à l'axe en long de la cellule.

Même observation sur la paroi primaire des cellules de parenchyme vertical de *Pongamia pinnata* (Légumineuse Papil.). Ainsi l'orientation mi-

cellaire de la paroi primaire des parenchymes, aussi bien rayon que parenchyme, est à peu près normale à l'axe de la cellule et semblable à l'organisation de la paroi primaire des trachéides décrite par Preston en 1947.

D'autre part, au moyen de diverses techniques, rayons X, biréfringence, écrasement des cellules, attaques de champignons, les auteurs ont pu mettre en évidence une disposition micellaire en hélice, avec une inclinaison de 30 à 50° sur l'axe de la cellule, dans la paroi secondaire des cellules de rayon de diverses espèces. Cette disposition est en outre compliquée par la présence des punctuations.

Sans vouloir tirer des conclusions de ces résultats, ils semblent atténuer l'affirmation de Ritter et Mitchell. Si les fibrilles de la paroi secondaire des cellules de rayons ne sont pas disposées dans le sens radial du bois, elles ne sont pas non plus dans le sens longitudinal du bois et peuvent donc entraîner un retrait radial des rayons inférieur à celui du tissu fibreux.

D'un autre côté, dans un travail publié au début de 1954, F. W. LINDSAY et L. CHALK ont entrepris de renouveler les observations de Clarke sur le retrait des gros rayons de divers bois de feuillus (*Quercus ilex*, *Cardwellia sublimis* et *Helicia terminalis*). Ils ont disséqué comme Clarke de petits blocs de bois de 1/2 mm. d'épaisseur, et ont mesuré séparément le retrait des rayons et le retrait des autres tissus. Cela a montré que le retrait des autres tissus est nettement augmenté par l'enlèvement des gros rayons, dont le retrait radial se montre faible, et le retrait longitudinal (vertical) élevé. Néanmoins le retrait radial des tissus débarrassés des gros rayons n'approche pas encore du retrait tangentiel du bois.

Des expériences analogues faites sur des coupes transversales disséquées, de 25 microns d'épaisseur, ont donné des résultats comparables.

Enfin, les auteurs ont publié une série de photographies assez suggestives. D'étroites bandes radiales de coupes transversales, contenant d'un seul côté du tissu de rayon, en proportion variable, ont été courbées au séchage par le retrait différent du tissu de rayon. Des bandes ne contenant que du tissu de rayon ou que d'autres tissus sont restées droites en séchant.

Nous verrons dans la conclusion comment les auteurs concilient leurs observations avec celles de RITTER en s'appuyant sur d'autres facteurs de retrait que l'angle micellaire des parois.

Parallèlement à ce travail de LINDSAY et CHALK, une étude sur le même sujet a été publiée par D. C. Mc INTOSH en Février 1954. Il a disséqué des coupes épaisses (80 microns) transversales, de *Quercus borealis*, et mesuré le retrait radial des gros rayons et du tissu intermédiaire séparés l'un de l'autre. La différence est importante et statistiquement significative (2,59 % contre 4,83 %). Sur des coupes non disséquées, les rayons se rétractent plus (3,79 %) et les autres tissus moins (4,39 %). Des coupes radiales confirment ces résultats. L'effet des rayons sur le retrait des autres tissus est manifeste. Des photographies de coupes transversales déformées au séchage

illustrent ces résultats : les rayons larges présentent, après séchage des coupes, des ondulations prouvant qu'ils ne se sont pas rétractés autant que le reste du bois. Des rayons partiellement séparés de la coupe et n'y tenant plus que par une extrémité, dépassent largement par l'autre extrémité le bord de la coupe.

L'auteur ajoute qu'il ne s'agit dans tout cela que des gros rayons, et que, dans les autres tissus, il y a tous les rayons fins. Il espère arriver à une valeur théorique du retrait du bois sans aucun rayon.

2° — FACTEUR PROPOSÉ : INCLINAISON FIBRILLAIRE

DANS LES PAROIS CELLULAIRES

En 1940, A. FREY-WISSLING observa que l'angle moyen des fibrilles avec le grand axe de la fibre est moindre dans la paroi tangentielle que dans la paroi radiale. Le retrait étant admis se faire perpendiculairement aux fibrilles, sa composante horizontale sera plus grande dans la paroi tangentielle que dans la paroi radiale. Il en résulterait un retrait plus grand dans les parois tangentielles.

En 1952, G. J. RITTER et R. L. MITCHELL ont repris cette opinion, en montrant que par suite de l'abondance des ponctuations sur les parois radiales des trachéides, qui s'oppose à leur rareté sur les parois tangentielles, l'angle moyen des fibrilles avec l'axe longitudinal de la cellule est augmenté. En effet, chaque ponctuation est entourée d'un système de cristallites de cellulose orientés dans des plans parallèles à la surface de la paroi radiale et avec leurs longs axes à peu près parallèles au périmètre de la ponctuation. Ces cercles concentriques s'étendent quelque peu au delà de la limite de la ponctuation, et dans toute l'épaisseur de la paroi. Cette disposition, sans changer le retrait tangentiel de la paroi radiale (suivant son épaisseur) réduit son retrait radial et augmente son retrait longitudinal.

Dans les rayons, la disposition est équivalente au point de vue retrait, puisque RITTER et MITCHELL ont montré que les fibrilles sont orientées plutôt verticalement dans les parois radiales, mais que des ponctuations nombreuses agissent là encore en augmentant l'angle micellaire moyen par rapport à l'axe longitudinal du bois. Les rayons se comporteraient donc au retrait comme le tissu fibreux.

En 1953, R. E. PENTONEY a cependant émis des doutes sur l'importance de l'effet des différences d'angles fibrillaires. D'après FREY-WYSSLING la différence serait de 0 à 15° Pentoney montre que dans ces conditions le rapport T/R des retraits tangentiel à radial calculé serait de 1,11 %, alors que le rapport observé avoisine couramment 2.

Même en admettant avec RITTER et MITCHELL que les ponctuations augmentent fortement l'angle fibrillaire radial moyen, PENTONEY dit qu'on peut montrer que cet angle ne saurait dépasser 45°, et qu'en le combinant avec

un angle fibrillaire nul dans les parois tangentielles, le rapport T/R maximum possible est de 1,42, encore loin des valeurs courantes de 2 et plus, et dans des cellules normales, le rapport T/R ne pourrait être que de 1,2.

Il apparaît donc que cela peut être un mécanisme qui contribue aux différences de retrait, mais qui ne peut à lui seul suffire à l'expliquer.

3° — FACTEUR PROPOSÉ : PROPRIÉTÉS DES PAROIS ET DE LA LAMELLE MOYENNE

a) *Différence de lignification.*

En 1937, J. KISSER et K. LOHWAG firent une étude histochimique du bois de sapin. Après avoir souligné l'inégalité d'épaisseur des parois tangentielles et radiales dans les trachéides du bois final, les parois radiales étant plus épaisses, ils montrèrent par des attaques de réactifs divers sur des coupes transversales que la composition chimique des membranes présentait des variations. Ainsi à un certain stade d'attaque les parois des trachéides du bois initial étaient seulement un peu gonflées. Au même moment, les parois du bois final, bien que beaucoup plus épaisses, étaient beaucoup plus attaquées. Et les parois radiales étaient réduites à l'état de fragments isolés, alors que les parois tangentielles étaient presque entièrement dissoutes. La cause paraissait être une lignification plus forte des parois résistantes, ou bien une texture plus serrée des éléments cellulotiques donnant moins de possibilités de pénétration au réactif dans les espaces intercellulaires.

Bien que ce travail de KISSER et LOHWAG ne concerne pas directement le retrait et le gonflement du bois suivant sa teneur en eau, il souligne une inégalité de structure chimique des parois radiales et tangentielles du bois de sapin, qui n'est vraisemblablement pas sans rapport avec leur inégalité de rétractibilité et que nous rapprochons des études de CLARKE sur la lignification et le retrait.

En 1937, S. H. CLARKE a étudié le degré de lignification d'un grand nombre d'espèces de bois feuillus tempérés et tropicaux, en comparant par paires un bois tempéré et un bois tropical aussi étroitement apparenté que possible. Il a conclu que les bois tropicaux sont en moyenne indiscutablement plus lignifiés que les bois tempérés.

En 1940, S. H. CLARKE et C. B. PETITFOR ont comparé la rétractibilité des bois tempérés et tropicaux. Les bois tropicaux ont montré un retrait plus petit que les bois tempérés, à la fois radialement et tangentiellement. La différence est légère, mais cependant statistiquement significative.

Il apparaîtrait que le retrait, ainsi d'ailleurs que la résistance, à densité égale, dans les bois feuillus, serait d'une certaine façon sous la dépendance du degré de lignification.

En 1949, J. KISSER et M. STURM utilisèrent des colorants métachroma-

tiques donnant une gradation très fine dans la coloration des tissus plus ou moins lignifiés. Ils étudièrent par ce moyen sur une grande quantité de conifères et de feuillus, le degré de lignification et la texture plus ou moins lâche des membranes. En dehors d'autres considérations, ils en déduisirent des explications sur les particularités du retrait des bois. La lignine masquerait les groupements OH de la cellulose en remplissant les interstices submicroscopiques et donnerait aux membranes moins de rétractibilité en abaissant le point de saturation, et en même temps plus de rigidité.

Les cellules de rayons sont particulièrement lignifiées, il semblerait donc que leur rôle ne soit pas à rejeter complètement. D'autre part, et en complément du travail antérieur de KISSER et LOHWAG, les auteurs ont observé une lignification plus grande des parois radiales que des parois tangentielles des trachéides du bois final dans tous les conifères observés. Même observation sur les fibres aplaties en limite d'accroissement chez la plupart des bois de feuillus. Mais rien de semblable ne s'observait dans le bois initial des conifères, ni dans l'ensemble de la couche d'accroissement des feuillus. Il pourrait donc y avoir là un facteur de réduction du retrait radial, mais surtout pour les résineux.

b) *Lamelle moyenne.*

Les travaux précédents admettaient que la lignification entraîne une réduction de la rétractibilité des membranes.

Cependant, en 1943 FREY-WYSSLING constata que les lamelles moyennes des résineux, qui apparemment consistent essentiellement en lignine, seraient fortement rétractiles et que leur nombre et leur épaisseur seraient à prendre en considération. Il observa que les lamelles moyennes disposées entre les parois radiales des cellules ligneuses sont plus épaisses que celles disposées tangentiellement. Il en résulterait que la masse tangentiellement rétractile du bois prédominerait dans tous les cas observés sur la masse radialement rétractile. D'où une possibilité nouvelle d'explication de l'anisotropie de rétractibilité. Le retrait de la paroi secondaire serait plus ou moins isotrope (transversalement) et ne serait important que pour le retrait volumétrique, l'anisotropie transversale étant due à la lamelle moyenne.

4° — AUTRES FACTEURS PROPOSÉS

Interaction bois initial - bois final.

En 1931, E. MÖRATH a suggéré une nouvelle théorie. Il a fait remarquer que le bois, en particulier chez les résineux, est constitué de couches alternées de bois initial et de bois final. Le bois initial est constitué de cellules à parois plus minces que le bois final, ce qui se traduit pour le bois initial par un retrait plus faible et une résistance plus faible aussi.

Dans le sens tangentiel, le retrait observé serait celui du bois final, parce que la faible résistance du bois initial l'empêcherait de s'opposer au retrait du bois final plus grand que le sien.

Dans le sens radial, au contraire, les couches ne se présentent plus parallèlement entre elles et dans le sens du retrait, mais en série de bois initial et de bois final alternés, libres de se rétracter indépendamment dans cette direction. Le retrait net observé serait intermédiaire entre le retrait radial du bois initial et celui du bois final et fonction de la proportion relative de chacun. Ce retrait radial serait alors inférieur au retrait du bois final, donc inférieur au retrait tangentiel du bois total.

G. J. RITTER et R. L. MITCHELL, en 1952, ont mis en doute cette théorie. Ils ont trouvé sur des coupes de Longleaf Pine que la moyenne des retraits tangentiels des bois initial et final isolés était considérablement plus grande que le retrait radial du bois total. Et même, que le retrait tangentiel du bois initial isolé était encore nettement supérieur au retrait radial du bois total. Donc le comportement du bois initial ou du bois final, ou sans doute des deux, est différent dans les directions radiales et tangentielles et l'action réciproque des bois initial et final l'un sur l'autre ne peut être qu'un facteur complémentaire de la supériorité du retrait tangentiel sur le retrait radial.

Néanmoins, en 1953, R. E. PENTONEY a publié une étude de la validité de la théorie de MÖRATH. Il a travaillé sur du bois de Douglas, à l'aide de fragments minces prélevés dans une même couche annuelle. Certains fragments ne comportaient que du bois initial, d'autres que du bois final, d'autres enfin la largeur total de la couche annuelle plus les couches voisines. Chaque fragment fut mesuré au retrait dans les sens tangentiel et radial.

Les résultats ont montré que le bois initial a un retrait bien plus faible que le bois final, aussi bien tangentiellement que radialement; que le bois final oblige le bois initial à se rétracter tangentiellement beaucoup plus qu'à l'état libre et que par contrecoup le bois initial se rétracte moins radialement à l'état incorporé qu'à l'état isolé. Comme en outre les différences trouvées entre les retraits tangentiel et radial du bois final, comme du bois initial, ne sont pas importantes, l'ensemble de ces résultats donne de la valeur à la théorie de MÖRATH.

PENTONEY montre ensuite qu'on peut exprimer l'effet de l'interaction bois initial-bois final d'une façon mathématique en considérant les propriétés élastiques du bois. Il étudie la part de ce mécanisme dans l'anisotropie de rétractibilité suivant les proportions de bois initial et final, et conclut que dans certains cas, comme celui du Douglas étudié, la théorie de MÖRATH suffit largement à expliquer cette anisotropie, tandis que plus souvent elle ne peut en expliquer qu'une partie et que d'autres mécanismes sont certainement en cause.

Taille des fibres.

Sans qu'elle apporte une lumière directe sur le problème du retrait, l'étude de K. E. KELSEY et I. J. W. BISSET en 1952 nous paraît intéressante à signaler. Ils ont observé les variations de certains caractères et de certaines propriétés du bois avec la position dans une tige d'*Eucalyptus regnans*. Ils ont trouvé une corrélation entre le rapport du retrait tangentiel au retrait radial, et le rapport du diamètre radial au diamètre tangentiel des fibres. Mais leur axe de travail n'était pas la recherche d'une explication des différences de rétractibilités linéaires. Aussi n'ont-ils pas cherché à interpréter cette constatation.

Néanmoins nous la rapprochons du travail de MATSUMOTO, en 1950, que nous ne connaissons que par une phrase de l'étude de LINDSAY et CHALK. MATSUMOTO affirmerait que le retrait externe est déterminé par le retrait des parois secondaires et que le rapport des retraits radial à longitudinal est directement proportionnel à la somme des épaisseurs de parois secondaires dans chaque direction. Ces observations auraient été limitées aux conifères.

Nous avons ainsi passé en revue de nombreuses hypothèses intéressantes. Il y a peu de liens entre elles apparemment, et certaines se contredisent. Il nous paraît utile de terminer par la conclusion de l'étude de LINDSAY et CHALK sur le rôle des rayons dans le retrait. En effet, ils ont prouvé que ce rôle existe, mais il leur restait à l'expliquer malgré les observations contraires d'autres auteurs qui l'ont nié à cause de l'angle fibrillaire des parois dans les rayons. C'est la théorie de FREY-WYSSLING, sur le rôle de la lamelle moyenne, qui leur semble propre à concilier les divergences. En effet dans les rayons il y a peu de parois tangentielles, donc peu de lamelles moyennes radialement rétractiles, en comparaison des tissus voisins, donc le retrait radial des rayons en est diminué d'autant.

Nous voyons là une tentative de conciliation de plusieurs hypothèses très diverses, tentative qui ouvre la voie à d'autres efforts dans le même sens.

Un tel aperçu des différents facteurs proposés pour expliquer l'anisotropie du retrait ne peut pas se terminer par une conclusion qui rassemblerait tous ces éléments en une construction solide et en tous points satisfaisante. Nous cherchons seulement à orienter la discussion. L'explication générale du phénomène restera sans doute encore un certain temps un rêve séduisant pour les anatomistes du bois.

Cependant un échange de vues entre les membres du Congrès pourrait être utile, même si aucun fait nouveau n'était apporté, en dégagant de tout ce qui a été écrit sur le sujet les points que l'on peut considérer comme acquis.

Dans ce sens, quelques impressions nous restent au terme de cette étude bibliographique.

D'abord, cette vérité peut être banale que tous les bois ont un retrait radial inférieur au retrait tangentiel, dans des proportions assez variables

néanmoins. Un comportement aussi général, aussi semblable à lui-même dans tous les bois, de feuillus comme de résineux, nous fait penser qu'il doit y avoir un ou plusieurs facteurs très généraux, d'autres secondaires, renforçant l'effet des premiers dans des cas limités.

Ces facteurs secondaires sont peut-être les plus clairement mis en évidence actuellement. Ainsi l'action des rayons larges dans certains bois de feuillus; Ainsi encore l'interaction bois initial - bois final dans certains résineux.

Des facteurs susceptibles d'avoir une portée plus générale nous sont proposés et ils sont séduisants. Mais nous ne les jugeons pas suffisamment démontrés et conciliés avec d'autres. Ainsi l'influence des différences d'angles fibrillaires, le rôle de la lamelle moyenne, celui de la lignification inégale des différentes parois.

Nous gardons même quelques impressions de contradiction: Ainsi sur l'influence de la lignification. Est-elle une cause d'augmentation du retrait ou de réduction? FREY-WYSSLING semble admettre l'augmentation, CLARKE et KISSER la réduction.

Bibliographie

1930. S. H. CLARKE, The differential shrinkage of wood. *Forestry*, 4. — 1930. E. MÖRATH, cité par divers auteurs. — 1936. W. L. GREENHILL, The shrinkage of Australian Timbers. C.S.I.R.O. pamphlet N° 67. — 1937. S. H. CLARKE, A comparison of certain properties of temperate and tropical timbers. *Tropical Woods* N° 52. — 1937. J. KISSER und K. LOHWAG, Histochemische Untersuchungen an verholzten Zellwänden. *Mikrochemie*, Band 23. — 1939. G. J. RITTER and R. L. MITCHELL, Crystal arrangement and swelling properties of fibres and ray cells in basswood holocellulose. *Paper Trade Journal*, 108. — 1940. S. H. CLARKE and C. B. PETTIFOR, Influence of cell wall composition on the moisture relation of hardwood timbers. *Nature* V. — 1940. A. FREY-WYSSLING, Die Anisotropie des Schwindmasses auf dem Holzquerschnitt. *Holz als Roh- und Werkstoff*, 3. — 1943. A. FREY-WYSSLING, Weitere Untersuchungen über die Schwindungs- anisotropie des Holzes. *Holz als Roh- und Werkstoff*, 6. — 1949. J. KISSER und M. STURM, Mikroskopische Untersuchungen über den Verholzungsgrad und die Membrandichte der Holzelemente. *Internationaler Holzmarkt*, N° 15. — 1952. G. J. RITTER and R. L. MITCHELL, Fibre studies contributing to the differential shrinkage of cellulose. *Paper Industry*, 33. — 1952. A. B. WARDROP and H. E. DADSWELL, The cell wall structure of xylem parenchyma. C.S.I.R.O. reprint N° 163. — 1952. K. E. KELSEY and I. J. W. BISSET, Variations of shrinkage, density, and fibre and vessel dimensions, with position in one tree of *Eucalyptus regnans* F.v.M. C. S. I. R. O., *Prog. Report* N° 23. — 1953. R. E. PENTONEY, Mechanisms affecting tangential vs. radial shrinkage. *Jour. of For. Prod. Res. Soc.*, June. — 1954. F. W. LINDSAY and L. CHALK, The influence of rays on the shrinkage of wood. *Forestry*, N° 1. — 1954. D. C. Mc INTOSH, Some aspects of the influence of rays on the shrinkage of wood. *Jour. of For. Prod. Res. Soc.*, Feb.

THE INFLUENCE OF GROSS ANATOMY ON THE SHRINKAGE OF WOOD

by L. CHALK (1)

I.F.I., Oxford

I hesitate to enter what is really the field of the physicist and the cell wall chemist, but I do so in the hope that it may be useful, as a wood anatomist, to draw attention to the great variety of structure in wood and to the danger of over-simplifying the problem of its shrinkage. I have used the term « gross anatomy » in my title to make it clear that I am directly concerned only with what can be seen with an ordinary microscope.

If one takes the shrinkage values given by NEWLIN and WILSON in their well-known *U.S.D.A. Bull. No. 556*, one finds that the average ratio of tangential to radial shrinkage for 38 North American softwoods is approximately 1.8 and for 88 hardwoods approximately 1.8 — almost exactly the same. This suggests very strongly that the problem of shrinkage is fundamentally the same in both groups and that any hypothesis that would explain the behaviour of wood in one would also serve the other. I doubt whether this is really so and suspect that approximately the same result may sometimes be reached in these two groups by quite different means, rather as spiral grain may be produced in softwoods as the result of fundamentally different causes from the spiral grain of hardwoods.

As an example of the importance of distinguishing between these two groups, softwoods and hardwoods, I may mention the hypothesis that the difference between radial and tangential rates of shrinkage is due to the presence of large pits in the radial walls that disturb the micellar arrangement in the secondary wall. This may have its attractions as a hypothesis for softwoods, but is obviously nonsense if applied to hardwoods in many of which the fibres have more pits on the tangential than on the radial walls.

This example may also serve to illustrate the point that it always seems to be assumed that shrinkage is due exclusively to either the secondary wall or to the middle lamella (used as defined by the I.A.W.A. in the sense of the composite layer, including the two primary walls). The evidence, however, seems to suggest that both may be concerned, but that the predominance of one or the other depends on the particular structure of the wood in question.

The secondary wall has long held pride of place as the explanation of

(1) Présenté par H. E. DADSWELL.

differential shrinkage. There is very much more of it and the discovery of the longitudinal arrangement of the micelles in the middle layer supplied an obvious explanation of the smallness of longitudinal shrinkage, with the structure and behaviour of compression wood, or rotholz, providing almost perfect confirmation, the greater longitudinal shrinkage being accounted for by the greater micelles angle. But later endeavours to correlate longitudinal shrinkage with micellar angle have obstinately refused to give the proper answer and tension wood seems likely to do as much harm to the hypothesis as compression wood does to support it.

That the secondary wall might not be the main cause of differential shrinkage was suggested many years ago by S. H. CLARKE, who in 1930 found that the secondary wall of certain hardwood fibres shrinks outwards into the middle lamella, leaving the lumen larger, and concluded that the external dimensions of the block must be dependant on the shrinkage of the middle lamella. It is also worth noting that he found that the fibres of *Grevillea* and *Ulmus* with which he was working shrank equally in both radial and tangential directions. This is a very significant point for those who seek to explain radial and tangential shrinkage in terms of differences between the radial and tangential wall structure.

FREY-WYSSLING has based a hypothesis to explain the behaviour of conifers on the assumption that it is the shrinkage of the middle lamella that determines the external dimensions of wood, using his observation that the middle lamella is thicker in the radial walls, and of more frequent occurrence to account for the difference between radial and tangential shrinkage.

Curiously enough this hypothesis, which would eliminate the need for ascribing any influence to the rays in conifers, supplies a very plausible explanation of the importance of rays in hardwoods, while at the same time being apparently inapplicable to the fibres, which show no difference between the radial and tangential walls.

Yet one cannot entirely eliminate the secondary wall, as it seems almost certain that it must be responsible for the well known tendency of dense woods to shrink more than light and for the latewood of conifers to shrink more than the early wood, both radially and tangentially and is indeed the basis of MÖRATH's hypothesis, which appears to be confirmed by PENTONNEY's analysis of the shrinkage of early wood and latewood when separate and when united. I may perhaps mention here some experiments on the tangential shrinkage sections of various hardwood species done in my laboratory; no relation could be demonstrated between the rate of tangential shrinkage and the number of cells per unit length, such as one would expect if tangential shrinkage were related to the sum of the thickness of radial middle lamellae, but there was some indication of a relation between tangential shrinkage and the product of number of cells and total wall thickness.

I should like to return now to the subject of rays, as an example of the importance of a knowledge of wood anatomy. Failure to find any relation between rays and differential shrinkage in the softwoods does not appear to me to justify the deduction that rays never have any influence on shrinkage, any more than observations on hardwoods with very large rays necessarily have any bearing on the behaviour of softwoods — or indeed on that of hardwoods with fine rays. Indeed, if one considers the different proportions that ray tissue may occupy in different woods, it is obvious that its importance must vary very considerably in different woods. I have recently found that there is a general relation between the size of rays, as indicated by the number of cells wide and the proportion of the whole occupied by the rays. In the hardwoods there is on the average about 15 per cent. of ray tissue in woods with wholly uniseriate rays, rising in a straight line relation to 30 per cent. in woods with 9-seriate rays. Now the woods in which CLARKE, LINDSAY and myself and McINTOSH have demonstrated the importance of rays, all had very large rays and it is not surprising to find this tissue, which differs so markedly from the rest of the wood, having some influence when it occupies over a third of the total. In the conifers MYER found that the mean percentage of ray tissue for 38 North American conifers was only 7.8 per cent.

It is probably important to consider not only the quantity of ray tissue, but also its nature. For example, if the shrinkage of the rays as a whole, is mainly governed by the contraction of the middle lamella drawing the cells together, there ought to be a difference between rays with large cells and those with small cells and between heterogeneous rays and homogeneous rays. We have attempted to test the latter in my laboratory but have not really overcome the difficulty of measuring the ray cell. Such results as we have obtained, however, do suggest that in woods with rays up to 3 or more cells wide heterogeneous rays shrink more in the radial direction than homogeneous rays. In woods with wholly uniseriate rays no such relation was observable.

In conclusion, I wish to repeat my view that there is not likely to be any single explanation that will serve for all the peculiarities of shrinkage of wood, but that several factors are involved. Which predominates in any particular sample of wood, will depend very largely on the gross anatomy of the wood.

Discussion générale :

A. VILLIÈRE (*Paris*) : Dans le cas des bois de la zone tempérée (résineux, chêne, peuplier, hêtre...) la matière ligneuse semble être relativement « homogène » dans un certain nombre de cas (équilibre d'humidité à peu près identique quelle que soit l'essence, retrait volumétrique $\frac{V_s - V_o}{V_o}$ approximativement égal à $28 \frac{P_o}{V_s}$, gonflement des matériaux celluloseux en général en rapport avec le « gonflement » de l'air ambiant). Si on admet un retrait homogène dans toutes les directions, la théorie de Mörath est parmi les diverses hypothèses, celle qui est susceptible de donner par calcul les retraits approximatifs dans les sens tangentiel et radial à condition de connaître les densités $\frac{P_o}{V_s}$ des bois initial et final. Ces calculs montrent que d'une manière générale, le retrait tangentiel ne peut guère dépasser le double du retrait radial et que pour une essence déterminée le rapport $\frac{T}{R}$ est fonction de $\frac{P_o}{V_s}$.

Toutefois les valeurs expérimentales des retraits tangentiel et radial peuvent être parfois différentes des retraits théoriques du fait de certains phénomènes se produisant au cours du séchage des bois (« collapse », le plus souvent léger mais très général et tensions diverses). Un traitement à la vapeur sur le bois alors qu'il est « sec à l'air » permet dans un certain nombre de cas de rapprocher les retraits théoriques des retraits expérimentaux.

Il est à remarquer que ces phénomènes n'interviennent pas lorsque les retraits sont mesurés sur des coupes très minces, aussi ne peut-on comparer en principe les retraits mesurés de cette manière avec ceux mesurés sur bois entier (phénomènes de rigidité et d'élasticité).

Les autres théories avancées peuvent également jouer dans le cas des bois de la zone tempérée (rayons médullaires, épaisseur des parois dans les divers sens, angle des fibrilles, etc...), mais n'ont probablement qu'une action secondaire. Quant à l'influence de la composition chimique de la matière ligneuse, les matières solubles dans l'eau semblent avoir une action plus importante que la lignine.

L'enlèvement de ces matières préalablement à la mesure des retraits, augmente ces derniers ; inversement l'imprégnation des bois par des produits minéraux (antiseptiques, ignifuges, etc...) diminue légèrement les retraits.

Il n'en reste pas moins que si pour les bois de la zone tempérée la théorie de Mörath peut apporter sa contribution à l'explication des retraits transversaux, le problème reste entier pour les *bois tropicaux*.

J. COLLARDET (*Paris*): Les technologistes américains qui utilisent la notation de densité théorique $\frac{P_o}{V_s}$ ont depuis longtemps remarqué que le retrait total du bois était directement proportionnel à celle-ci, et ont mis en évidence le rapport moyen de 280 sur l'ensemble des essences américaines. Cette relation qui est satisfaisante pour l'esprit n'était au contraire pas apparue nettement dans les pays qui n'utilisent que la densité effective $\frac{P_o}{V_o}$ ou $\frac{P_H}{V_H}$.

E. W. J. PHILLIPS (*U. K.*): Is there any relation between occurrence and degree of collapse and the degree of growth tension found in any given species? This question suggests itself in view of the greater growth stress found in the tangential than in the radial direction, on the one hand, and the limitation of collapse to the tangential direction on the other hand.

H. E. DADSWELL (*Australie*): Collapse is well known in Australia, as is its relationship with shrinkage. It is Australian practice to recondition the timber before measuring tangential or radial shrinkage. This is done as a routine procedure in the determination of shrinkage for all timbers. Such collapse has been observed in the heartwood only, except in some exceptional cases in the sapwood of *Pinus radiata*.

A. T. J. BIANCHI (*Hollande*): I have heard with much interest the remarks of Mr. VILLIÈRE, but should like to point out that there are many tropical timbers which do not show early and latewood, but which still show the differences in radial and tangential shrinkage, so at least in these cases there must be some other explanation of this difference.

W. W. VAROSSIEAU (*Hollande*): I would like to indicate the value of research on buried and decayed wood for the study of swelling and shrinkage properties. Samples, which are buried for a prolonged period of time or which are exposed to the action of fungi, show an increasing shrinkage properties which is also noticeable in the longitudinal direction. Anatomical features related to the excessive shrinkage of the secondary cell wall can be traced.

SÉANCE DU 5 JUILLET, 9 H.

Le compte rendu de cette séance consacrée à un colloque sur les plans ligneux convergents (bois vivants et fossiles) figure à la section 5.

ORIGINE ET INFLUENCE DU BOIS DE TENSION

SÉANCE DU 6 JUILLET, 9 H.

Président : B. J. RENDLE

RAPPORT

STRUCTURE, PROPERTIES
AND FORMATION OF TENSION WOOD

by H. E. DADSWELL and A. B. WARDROP

Division of Forest Products, C. S. I. R. O., Australia

Most of the responses of plants to stimuli involve physiological processes which for the most part produce no recognizable expression in their anatomy. However, in woody species, certain morphogenetic processes have anatomical expression in the formation of a type of wood, different from normal wood of the same stem, which is generally referred to as reaction wood. This type of wood, which is usually readily recognizable under the microscope, is thus indicative of certain specific growth processes to which the woody plant is subjected from time to time. As reaction wood occurs frequently in the wood derived from many tree species of commercial importance, a thorough knowledge of its structure and the influence of such structure on the properties of the wood is of more than academic interest. So, too, is a knowledge of the conditions of growth which lead to its formation.

Tension wood, the reaction wood of the Angiosperms, has been recognized by botanists for many years. In the past 15-20 years, however, considerable attention has been paid to it, mainly in relation to its occurrence and its influence on properties. This has been due largely to a recognition of its effect on timber utilization and pulp properties. It is not the intention to review in this paper all that is known of tension wood. The object is to present recent results obtained on (a) the structure of tension wood fibres, (b) the influence of the cell wall organization of such fibres on the properties of timber containing tension wood, and (c) the development of tension wood by the woody stem.

In recent years we have examined the anatomy of a large number of timber species from the south-west Pacific area, and have observed the very wide occurrence of tension wood in many of these. Thus we can support strongly the statement by RENDLE (1937) that tension wood is of far commoner occurrence than is generally realized. There has been a definite advantage in the examination of tension wood from many sources; that occurring in timbers of different densities, and consequently with a wide variation in cell wall thickness, has been studied in detail and we have observed several variations in the cell wall organization of tension wood fibres.

STRUCTURE OF TENSION WOOD

a) *General*

The main anatomical features of tension wood are well-known, namely, fibres with a characteristic thick, highly refractive, inner layer, often termed a gelatinous layer, which gives a cellulose reaction with various staining reagents; marked reduction in the size and number of vessels in comparison with neighbouring normal wood; higher average density than normal. It is usually found on the upper side of a leaning stem, or of a branch, and is generally associated with eccentricity of growth — the wider growth rings being on the tension wood side. The amount of tension wood present varies considerably even in material where its presence is expected. Its occurrence is not nearly as definite as its counterpart, compression wood, in coniferous stems. It may be found as a dense partially concentric band extending over a number of growth rings or in the form of scattered or irregularly grouped tension wood fibres. Detection of its presence in log cross-sections is not easy, although certain staining methods have been developed for the purposes (CLARKE 1937).

By far the best way to detect its presence is by the microscopic examination of thin cross-sections (15-18 μ) cut from areas of the log or sample suspected of containing it. In most cases its presence is revealed by the characteristic gelatinous inner layer of the fibres. However, in some cases, especially where normally the fibres are quite thick-walled, the distinction between tension wood and normal wood is not clear unless staining techniques are used. Of the various stains suitable for this purpose we have, in general, used safranin followed by light green. The unlignified walls of the tension wood fibres stain green while the lignified parts of the structure retain the red of the safranin. It is remarkable how, by this staining procedure, not only whole bands of tension wood fibres, but many isolated tension wood cells, show up distinctly. Admittedly, this staining technique is not perfect, and, to get reliable results a rigidly standardized procedure must be followed.

There are many cases where the secondary walls of fibres stain green but

no other readily observable characteristic of tension wood is present. This has been noted with wood from the wide side of eccentric stems of eucalypts and with specimens of ash (*Fraxinus* spp.) in which tension wood would normally be expected to occur. CLARKE (1939) has referred to the lack of tension wood as such in *Fraxinus*, and ONAKA (1949) has mentioned other species in which it is apparently never found. It is our opinion that the staining procedure we use is of value in indicating the degree of lignification in the cell wall, and, further, that there is a close correlation between degree of lignification and regulatory responses in the stem. This particular aspect will be discussed in more detail below, but it is perhaps worth noting here that there may be several stages of tension wood formation, one of which might be a general lack of lignification in the secondary wall but no development of a gelatinous layer.

b) Fibre dimensions

There has been no general agreement in the literature regarding the length of tension wood fibres in comparison with that of neighbouring normal fibres. Claims have been made on the one hand that they are slightly longer and on the other that they are shorter. CHOW (1946), working on the tension wood of beech (*Fagus sylvatica* L.), stated that in this species tension wood

Specimen	Average Fibre Length in mm	
	Normal Wood	Tension Wood
<u>Ficus</u> sp. N.G.F. 1084	0.92	1.05
<u>Myrtella</u> sp. N.G.F. 76	0.99	0.93
<u>Barringtonia tetraptera</u> N.G.F. 3763	1.70	1.98
<u>Flacourtiaceae</u> L.J.W. 273 Species not determined	1.50	1.45
<u>Emmenosperma</u> <u>alphitonioides</u> L.J.W. 363	1.42	1.24
<u>Khaya</u> sp. H. 9388	1.56	1.49
<u>Nothofagus grandis</u>	1.02	1.07
<u>Casearia battiscombei</u>	1.80	1.83

fibres were slightly but significantly longer. Our work on many different species has shown no very marked differences in average fibre length, as is observed in the case of compression wood; in some instances the tension

wood fibres were slightly longer and in other instances slightly shorter (see Table 1). In all cases care was taken to measure neighbouring tension wood and normal wood fibres, taking into account relative positions in the growth zones. Possible reasons for these differences are referred to later.

In the majority of cases of tension wood examined, the presence of the thickened inner gelatinous layer has meant a very much thicker cell wall in the tension wood fibres than in comparable normal wood. Only in those species where the cell wall of normal fibres is itself so thick that the lumen becomes virtually lost could it be said their tension wood fibres and normal wood fibres have comparable wall thicknesses.

CHOW has stated that the diameter of the tension wood fibres of beech is significantly less than that of normal wood fibres. This result was obtained with macerated material. From examination of many hundreds of sections containing tension wood, we would say that in the fresh state (*i. e.*, before any drying has occurred) tension wood fibres appear to be in cross-section of exactly the same diameter as normal wood fibres. It is possible, of course, that in macerated material the thinner walled normal fibres have a more flattened or ribbon-like appearance than the thicker walled tension wood fibres which would tend to be more rounded. This may account for the differences observed by CHOW.

c) Cell wall organization

As it is becoming more and more apparent that the unusual properties of tension wood are associated with cell wall structure, it is essential to know as much as possible about the fibre structure of tension wood fibres. For comparison, it is desirable to refer to the structure of normal wood cells as at present understood. This has been determined by the use of polarization optics, X-ray techniques, and electron microscopy, and by the examination of crushed sections of fibres. There are normally three layers in the secondary wall as originally postulated by KERR and BAILEY (1934); in the outer and inner of these the angle of micellar orientation (fibril angle) is large with respect to the longitudinal fibre axis, whereas in the wide middle layer the angle is small in relation to the same axis (see fig. 1 a). However, it should be mentioned that recent work (HODGE and WARDROP 1950, BOSSHARD 1952, WARDROP 1954) seems to indicate the possibility of a crossed fibrillar arrangement at least in the outer layer, and this was also observed in electron micrographs of the outer layer of tension wood. Tension wood fibres have been examined by means of the same techniques that have been applied to normal wood fibres and we showed in 1948 that the structure of the secondary wall of tension wood from a specimen of *Eucalyptus regnans* consisted of three layers in the outer of which the micelles were oriented at 40° to the longitudinal fibre axis, in the middle layer at 18°, and in the thick unglified inner gelatinous layer at 5° (see « G » in fig. 1).

Since that time we have established two additional structures for tension wood fibres, namely « c » and « d » in fig. 1. In one of these - « c » - only the outer layer S₁, and the inner gelatinous layer are present; in the other, « d », the normal three layers of the secondary wall are present, but there is an additional inner gelatinous layer, « G ». In all cases the micellar orientation of

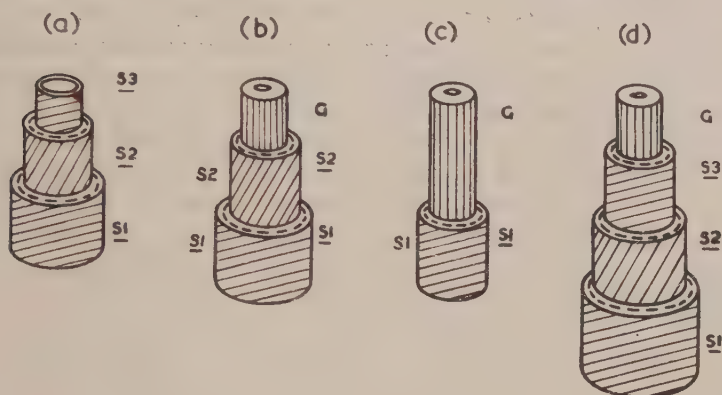


Fig. 1. — Diagrammatic representation of the cell wall organization in (a) normal wood fibre, (b), (c) and (d) three types of tension wood fibres.

S₁ = outer layer of secondary wall.

S₂ = middle layer " "

S₃ = inner layer " "

G = so-called gelatinous or tertiary layer.

The line under any of these symbols indicates lignification; the hatching represents direction of preferred orientation of the micro-fibrils.

the gelatinous layer « G » is nearly parallel to the longitudinal fibre axis. Where the layers S₁, S₂, S₃, and G are all present the general orientation in layers S₁ and S₃ can be readily determined by examination of thin sections between crossed nicols.

ONAKA (1949) has referred to three types of gelatinous layer, and these may be the same variations we have observed. However, he has indicated that each type is to be found in certain genera or families, whereas our observations have shown the occurrence of more than one type in a particular specimen. Thus, in *Eucalyptus gigantea* Hook.f., type « b » was found in the late wood of one growth ring, and type « c » in the early wood of the following growth ring. As yet little information is available to explain why such variable structures occur. A possible explanation, however, relates to the time in the growth cycle at which the stimulus responsible for tension wood formation is operative. Thus, it is conceivable that the formation of the gelatinous layer, which is the anatomical response to the stimulus, occurs

at various stages of secondary wall formation, depending on the rate of cell division and cell differentiation in the cambial zone at the time. The fact that two different structural types have been observed in late wood and early wood of the one specimen forms some support for the hypothesis.

Knowledge of the fine structure of tension wood fibres is also obtained from the examination of X-ray diffraction patterns (see PRESTON and RANGANATHAN (1947), WARDROP and DADSWELL (1948). Additional X-ray examinations have been carried out using various types and degrees of tension wood, and in all cases, the X-ray diffraction patterns obtained from tension wood have been clearer and less diffuse than those from comparable normal wood and sufficiently characteristic to be used as a diagnostic factor in those cases containing gelatinous layers. There is little doubt that the type of pattern obtained results from the high degree of orientation of the cellulose in the gelatinous layer and the general lack of lignification. Thickness of cell wall is not a factor; this has been demonstrated by selecting specimens with normal thick-walled fibres for examination. Results obtained are not comparable with those from tension wood.

X-ray patterns from tension wood are markedly similar to those from ramie in which the cellulose is known to exist in a highly crystalline state.

It is suggested that the X-ray diffraction pattern from tension wood may be regarded as resulting from the superposition of two separate patterns, one relating to the normal secondary wall layers present, and the other relating to the additional highly crystalline gelatinous layer.

Supporting evidence of the structure of the gelatinous layer has been obtained from the examination of fragments from it in the electron microscope. Figure taken at 3000 X and photographically enlarged reveals the closely packed arrangement of the microfibrils with strong lateral cohesion.

d) *Lignification*

PRIESTLEY and TONG (1927) pointed out that the wood on the upper, tension, side of a leaning stem or branch remained unligified while that on the lower, or compression, side became lignified. Although not so expressed, their observations indicated the correlation between tension wood formation and lignification. It is now well established that the degree of lignification in tension wood is less than that of comparable normal wood. This conclusion has been based largely on the results of staining reactions, but it has been supported in recent years by results of chemical analyses (CHOW 1946, WARDROP and DADSWELL 1948, JAYME *et al.* 1953), which show clearly that tension wood has more cellulose and less lignin and hemicelluloses than normal wood.

In our recent work staining reactions have been used to determine the distribution of lignin in the cell walls of tension wood from various species and the results obtained checked by the use of ultra-violet microscopy. The

interesting point is that there appear to be degrees of lignification associated with severity of tension wood formation. In no case was there any evidence of lignin in the gelatinous wall, but it was found that layers S1, S2 and S3 varied in the amount of lignin present. In structural type « b » referred to above (see Fig. 1), layer S1 was always lignified but layer S2 was sometimes unlignified. In structure « c », layer S1 was sometimes unlignified, but in structure « d » the three layers S1, S2 and S3 were lignified as in normal wood.

It is recognized that in normal wood the lignification of the secondary wall takes place some time after cell differentiation has been completed, at least at times of increased cambial activity. Ray cells, vessels and parenchyma are always the first to show lignification. In tension wood, these cells are usually lignified but the lignification of the fibre walls is apparently greatly retarded presumably because the metabolism of the plant is directed towards the synthesis of the increased amount of cellulose needed for the formation of the gelatinous inner layer. From observation it would appear that the greater the development of the gelatinous layer the less is the lignification.

Reference has been made earlier to species and/or specimens which do not show the characteristic anatomical features of tension wood under circumstances where such would be expected. In certain of these cases the staining reactions indicate lack of cell wall lignification. Can it be accepted that this is a preliminary sign of tension wood or an indication of incipient tension wood? The point needs further investigation.

e) *Bark*

Recently, in work on the formation of tension wood in branches and small stems of various species of eucalypt it has been observed that the fibrous elements of the phloem on the tension wood side of the stem were thicker walled than those on the opposite side. Detailed examination by the methods referred to earlier in this paper showed that these fibres were similar in structure to tension wood fibres and different from those on the opposite side of the stem.

f) *Cell wall deformations*

In our earlier papers (WARDROP and DADSWELL 1947, 1948, 1949) reference has been made to the very common occurrence of slip planes and minute compression failures in the cell walls of tension wood. All subsequent investigations have amply confirmed the presence of such cell wall deformation in tension wood zones, even in the comparatively narrow zones experimentally developed in young stems. These failures give rise to « broken fibres » on acid maceration for the reasons dealt with by us in 1947. Although some slip planes may be observed in the wood from the side of

the stem opposite the tension wood zones (in branches and small stems) and in comparable normal wood from neighbouring growth zones (in larger stems), these are only as expected for normal wood and do not give rise to « broken fibres » on acid maceration. « Broken fibres » are directly traceable to the minute compression failures extending through the cell walls of adjacent cells and are indicative of « brittle heart » in many species. The close correlation between tension wood development and these failures (see Fig. 2) helps our understanding of the apparent haphazard development of the latter in the timber from various sources.

It is, of course, anomalous, to say the least, to refer to the finding of compression failures in tension wood. CHOW (1946) mistakenly referred to them as tension failures, but this interpretation cannot be accepted because



Fig. 2. — Diagrammatic representation of extent of tension wood in a sample of *Eucalyptus regnans*, depicted by parallel lines sloping to the right; the area depicted by parallel lines sloping to the left indicates the extent of development of minute compression failures...

they have all the structural characteristics of compression failures and are identical with them. Their formation in the stem in the tension wood zone can, however, be understood if we accept the idea that the development of tension wood (generally on the upper side) is designed to bring the stem into a more favourable position, usually towards the vertical. The subsequent movement of the stem in response to the stimulus throws the outer layers of the upper side (that is, just where tension wood fibres have been laid down) into compression. When the fibres are unligified, as in tension wood, buckling of the cell wall could easily occur, giving rise to minute compression failures.

PROPERTIES OF TENSION WOOD

The mechanical and pulping properties of tension wood from various sources have been studied, but not extensively, and much more investigational work needs to be carried out. In the present discussion, however, we want to refer to three features only: woolliness on sawing; longitudinal shrinkage, and collapse.

a) *Woolliness*

The extreme woolliness of saw-cut where logs or boards containing tension wood are being sawn longitudinally is a most characteristic feature. The condition is also manifest in rotary peeling of veneers. In breaking down logs the tension wood tends to tear away in long strips, similar in appearance to wood-wool, and this becomes very troublesome as the fibrous mass chokes the saw-cut. CLARKE (1937) referred to long unbroken turnings from beech tension wood in contrast with the short brittle turnings from normal beech wood. Strangely enough, this feature of woolliness seems to be apparent (troublesome) only where green timber or logs are being handled. When dry, the denser tension wood bands cut with difficulty, blunting tools, but the tendency to woolliness is greatly reduced or absent.

A possible explanation of this property may be the lack of lignification in tension wood, and the resulting abnormal bonding between individual cells. In fact, there is some evidence that intercellular adhesion in tension wood is greater than in normal wood (WARDROP and DADSWELL 1947). It was also considered at one stage that it may be related to the observation of RÜNGER and KLAUDITZ (1953) that wet tensile strength of tension wood is lower than that of comparable normal wood. However, some recent experiments in the Division of Forest Products on a specimen of *E. regnans* have indicated little, if any, differences in wet tensile strength between tension wood and normal wood.

b) *Longitudinal shrinkage*

Various workers have referred to the high longitudinal shrinkage of tension wood, but no really satisfactory explanation for it has been forthcoming. It is this shrinkage, in particular, that causes trouble in the utilization of timber containing tension wood. Although high, the shrinkage is not abnormally high, the maximum observed being only a little over 1 per cent. from green to oven dry. This is comparatively small in comparison with the 5-6 per cent. of bad compression wood. Certainly in tension wood the direction of micellar orientation in the various layers of the cell wall cannot be the directing factor as in compression wood or normal wood, where the angle for the middle layer is high in relation to the longitudinal fibre axis.

It is, however, of interest to note that in fibres (e. g. ramie) with a

somewhat similar chemical composition to that of the gelatinous inner layer of the tension wood fibre, the shrinkage in the direction of length is about 1 per cent. Is it possible then that, with the general lack of lignification in tension wood (lack of stiffening effect), the cellulose of the gelatinous layer with its high ratio of crystalline to non-crystalline material is the responsible factor? On drying the crystallites are brought closer together in the direction of their length (as in ramie).

c) Collapse

A property of tension wood to which little, if any, reference has been made in the literature is its remarkable tendency to collapse on drying from the green condition. This is particularly evident where definite bands of tension wood are present. Collapse is a well recognized phenomenon of seasoning and is known in many of the light weight species of the genus *Eucalyptus*. It is possible to treat such collapsed timber by a steaming or high humidity treatment at the right stage of drying and the timber is reconditioned, that is, the collapsed portions recover. However, in the case of tension wood collapse, no reconditioning treatment, not even boiling in water, will cause any recovery. Thus, collapse in tension wood is an unusual property.

A tentative explanation of this phenomenon may be offered in the light of its cell wall structure. It will be apparent that when collapse of a cell takes place, then some must occur between successive lamellae of the unlignified layers of the cell wall. Now, there is considerable evidence which supports the view that the hydroxyl-rich 101 planes of the cellulose lattice are parallel to the wall surface. On drying it is suggested that the shrinkage taking place is sufficient to bring the planes of successive lamellae into close enough proximity for hydrogen bonding to take place — an irreversible process. In normal wood the lamellae of the middle layer of the secondary wall are separated partly by lignin which could prevent hydrogen bonding taking place and thus the collapse is reversible. What may be analogous to irreversible collapse has been noted in another unlignified fibre-cotton. This fibre has a circular cross section when removed from the boll, but on drying collapses into a ribbon like form, and does not recover on soaking in water or boiling.

THE DEVELOPMENT AND FUNCTIONAL SIGNIFICANCE OF TENSION WOOD

Reference has already been made to the anatomical changes which accompany the formation of tension wood. It is significant to note, however, that development of tension wood does not imply necessarily increased radial increment, as often the growth ring is no wider in the region of tension wood formation than elsewhere, and may occasionally be narrower. In most

cases, however, eccentricity of radial development of the stem is associated with tension wood formation. Clearly this condition may arise either from an increase in the radial growth rate, or from a greater time of growth in the region of tension wood formation. The latter possibility has been confirmed in a number of field observations on several species of *Eucalyptus* when it was observed that cambial activity was present on the upper side of leaning stems and branches, but absent on the lower sides. This type of observation does not, of course, preclude the possibility that in other cases an increase in the rate of cell division may be involved in the development of eccentricity in the annual ring.

These considerations undoubtedly bear upon the many discrepancies in the literature covering the fibre length of tension wood as compared with normal wood. Thus, in *Eucalyptus gigantea*, the work of AMOS, BISSET and DADSWELL (1950) has shown that the fibre length is inversely related to radial growth rate. It follows that, if eccentric growth accompanying tension wood formation results from an increased growth rate, then tension wood fibres would be expected to be shorter than normal wood. If the radial growth is retarded in the region of tension wood, or if the growth continues longer in this region than elsewhere but the rate of division is slower, then the tension wood fibres would be longer than normal wood. Finally, if the growth rate is the same in both regions of tension wood and normal wood formation, no difference in fibre length would be expected. All of these possibilities have been realized in different specimens examined. Also associated with the formation of tension wood are the profound physiological changes, reflected in the greatly thickened and unlignified fibre cell walls, whose formation is accompanied by a depletion of starch reserves. From observations made, particularly in growing twigs, the cessation or modification of the normal mechanism of lignification appears to be the most fundamental change involved. Thus, often a reduced degree of lignification in the region where tension wood would be expected to occur is the only change observed and it is known to be the case in certain species already mentioned and tissue of this kind is frequently observed in timber not containing obvious tension wood but which behaves abnormally.

Botanically, the greatest interest attaches to the functional significance of tension wood in relation to what JOST has termed « movements of orientation » in stems and branches. In carrying out field experiments our experience has been that much useful information may be gained by observing the development of this tissue in rapidly growing twigs and epicormic shoots of *Eucalyptus* spp. Using this material recognizable development of tension wood is obtained in 7-14 days.

One question which arises in relation to movements of orientation in stems is the significance of the wood formed diametrically opposite the tension wood, which previous workers have long recognized as abnormal (see,

e.g., JACCARD 1937, 1938, MÜNCH 1938). Thus, if, for example, a stem is deflected from its vertical orientation as in Figure 3 — does the subse-

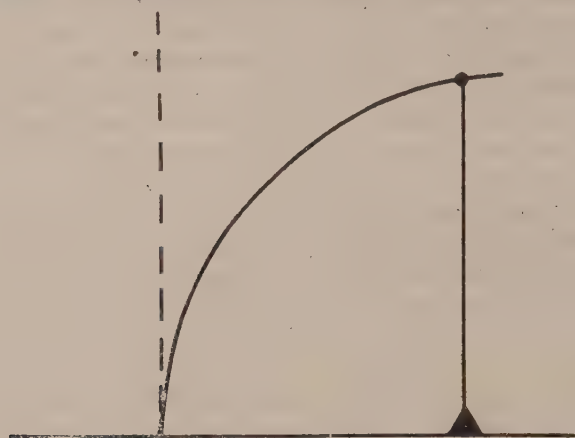


Fig. 3

quent response result from the development of the tension wood on the (in this case) upper side of the stem, or is a composite response resulting from changes on both the upper and lower sides involved? This point has been investigated by taking a series of stems divided into two groups; in

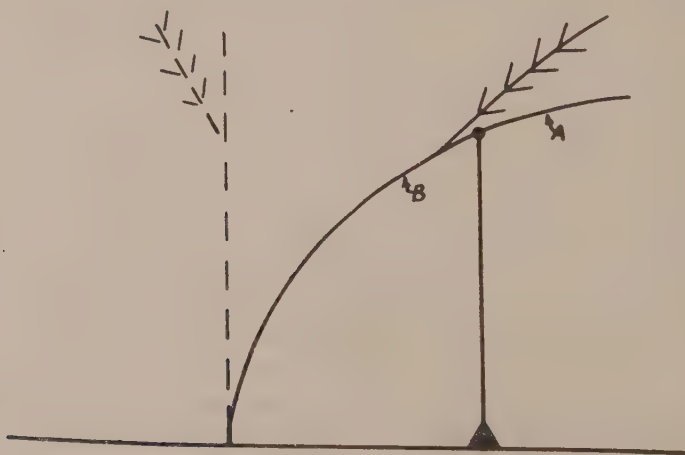


Fig. 4

the one the bark was removed and the cambium destroyed on the upper side of the bent stem, and in the other this treatment was performed on the lower side — in both cases to a point immediately below the terminal internode.

In both cases geotropic response in the apical internode was noticed in 14 days, but, whereas in the latter case this response was transmitted to lower (injured) internodes in the former case no response was observed even after some months. The conclusion was therefore reached that tension wood is definitely associated with the mechanism involved in reorientation of the stem and exerts an influence independent of the wood formed opposite to it.

Furthermore, the removal of the apex from deflected stems, as in Figure

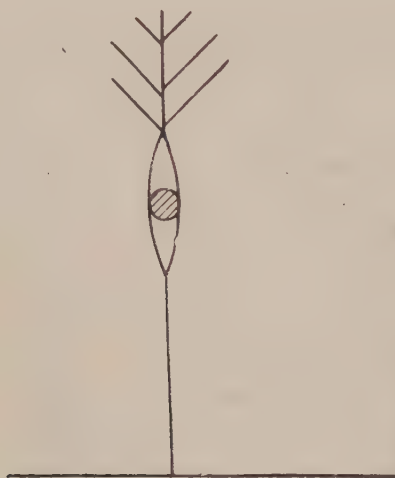


Fig. 5

3 resulted in a complete cessation of recovery which of course is to be expected, but it does indicate that in the apical growing points are the perceptive regions from which the response originates. This is seen further in Figure 4, where the growing point was removed and a lateral branch took over the apical dominance. Tension wood developed at point B, but not at A. Again, in Figure 5, a vertical stem was split longitudinally but tension wood did not develop. Thus, accepting the apex as the point of initiation of response in the stem or branch, the development of tension wood obviously involves correlative mechanism in the stem, such as hormones. In our observations so far the application of 3 indole acetic acid, either in lanoline paste or as crystals, has not resulted in any change, other than a reduction of lignification in actively growing stems.

It is now recognized that the distribution of tension wood in stems and branches cannot be explained in terms of a response to a single stimulus, such as mechanical stress or gravity, and the most illuminating contribution to this question is undoubtedly that of HARTMANN (1932), who has proposed

that, accepting the form of the tree as an inherited character, reaction wood is formed in those regions of the stem where movements of orientation are necessary to achieve or maintain the tree form as growth proceeds. This type of response has also been recognized as operative in animals, by RUSSEL (1945), who also formulated the principle governing this response in the following general terms: — « If... structural and functional relations, either internal or external, have been disturbed, then activities are set in train that are directive towards restoring structural or functional norms or establishing new norms adapted to the altered circumstances ».

Evidence of this behaviour is seen in the experiments of HARTMANN and of SINNOTT (1952), and which we have repeated on *Eucalyptus elaeophora* (Fig. 6).

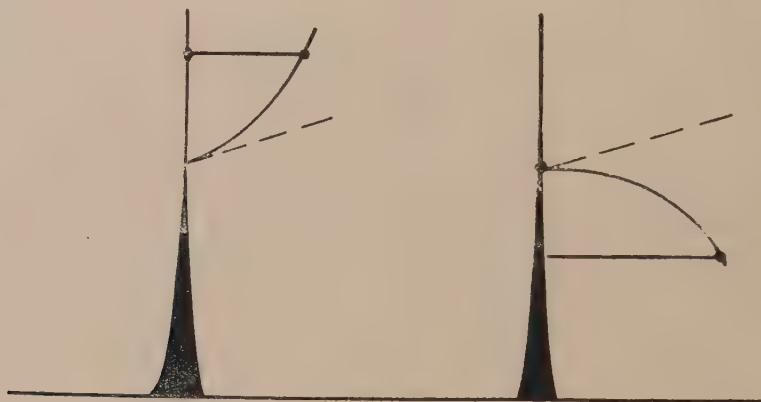


Fig. 6

In each case the tension wood developed in such a position that the initial orientation of the branch tended to be restored.

The recognition of this principle also assists our understanding of the often anomalous peripheral distribution of tension wood in erect stems. Thus in successive growth rings tension wood is often observed to shift peripherally round the stem. Now, in stems with markedly assymmetrical crowns, as in eucalypts, it is clear that the development of the crown might throw shifting stresses on the stem during development of the tree. If the tension wood is regarded as arising in positions of reaction in the stem determined by the shifting mass of the crown, then the observed distribution is understandable. It is to be emphasized, as pointed out by RUSSEL, that the principle quoted above is not to be regarded as a teleological viewpoint in the classic sense, but simply serves, to describe the phenomenon observed. It may also be noted in relation to the peripheral distribution of tension wood in erect stems that there is much evidence of organic connection between

the stem and the crown, inasmuch as cambial activity may be local in the stem connecting with an active branch, so that it is not suggested that stress alone induces the formation of tension wood in the stem.

References

- AMOS (G. L.), BISSET (I. J. W.) and DADSWELL (H. E.) (1950). - Wood Structure in Relation to Growth in *Eucalyptus gigantea* Hook. f. *Aust. J. Sci. Res.*, B, 3, 393. — BOSSHARD (H. H.) (1952). - Elektrone-mikroskopische Untersuchungen im Holz von *Fraxinus excelsior* L. *Ber. d. Schweiz. Bot. Gesellschaft*, 62, 482. — CLARKE (S. H.) (1937). - The Distribution, Structure and Properties of Tension Wood in Beech. *Forestry*, 11, 85. — CLARKE (S. H.) (1939). - Stresses and Strains in Growing Timber. *Forestry*, 13, 68. — CHOW (K. Y.) (1946). - A Comparative Study of the Structure and Chemical Composition of Tension Wood and Normal Wood in Beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forestry*, 20, 62. — DADSWELL (H. E.) and WARDROP (A. B.) (1949). - What is Reaction Wood. *Australian Forestry*, 13, 22. — HARTMANN (F.) (1932). - Ursachen und Gesetzmäßigkeit exzentrischen Dickenwachstums bei Nadel und Laubbäumen. *Forstw. Centralblatt*, 54, 497, 547, 581, 622 (not seen - referred to by SINNOTT, 1952). — HODGE (A. J.) and WARDROP (A. B.) (1950). - An Electron Microscopic Investigation of the Cell Wall Organization of Conifer Tracheids and Conifer Cambium. *Aust. J. Sci. Res.*, B, 3, 265. — JACCARD (P.) (1938). - Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. *Ber. der Schweiz. Bot. Ges.*, 48, 491. — JACCARD (P.) (1939). - Tropisme et bois de réaction provoqué par la force centrifuge. *Bull. Soc. Bot. Suisse*, 49, 135. — JAYME (G.) and HARDERS-STEINHAUSER (Marianne) (1953). - Zugholz und seine Auswirkungen in Pappel und Weidenholz. *Holzforschung*, 7, 39. — KERR (T.) and BAILEY (I. W.) (1934). - Cambium and its Derivative Tissues. Structure, Optical Properties and Chemical Composition of the so-called Middle Lamella. *J. Arnold Arboretum*, 15, 327. — MÜNCH (E.) (1938). - Statik und Dynamik des schraubigen Baues der Zellwand besonders des Druck- und Zugholzes. *Flora*, N. F., 32, 357. — ONAKA (F.) (1949). - Studies on Compression and Tension Wood. Wood Research. *Bull. Wood Research Inst., Kyoto Univ.*, 1, 83. — PRIESTLEY (J. H.) and TONG (Dorothy) (1927). - The Effect of Gravity upon Cambial Activity in Trees. *Proc. Leeds Phil. Soc.*, 1, 199-208. — PRESTON (R. D.) and RANGANATHAN (V.) (1947). - The Fine Structure of the Fibres of Normal and Tension Wood in Beech as revealed by X-rays. *Forestry*, 21, 92. — RENDLE (B. J.) (1937). - Cellatinous Wood Fibres. *Tropical Woods*, n° 52, 11. — RUSSEL (E. S.) (1945). - The Directiveness of Organic Activities. *Cambridge University*

Press. — RÜNGER (H. G.) and KLAUDITZ (W.) (1953). - Ueber Beziehungen zwischen der chemischen Zusammensetzung und den Festigkeitseigenschaften des Stammholzes von Pappeln. *Holzforschung*, 7, 43. — SINNOTT (E. W.) (1952). - Reaction Wood and the Regulation of Tree Form. *Am. J. Bot.*, 39, 69. — WARDROP (A. B.) and DADSWELL (H. E.) (1947). - Contributions to the Study of the Cell Wall. *Bull.* 221, *Coun. Sci. Ind. Res. (Aust.)*. — (1948). - The Nature of Reaction Wood. *Aust. J. Sci. Res., B*, 1, 3-16. — WARDROP (A. B.) (1954). - Observations on Crossed Lamellar Structures in the Cell Walls of Higher Plants. *Aus. J. Bot.*, 2, 154.

L. CHALK : In woods that normally have septate fibres, do the gelatinous fibres also have septa ?

H. E. DADSWELL : This point has to be checked; from memory the answer is no.

Miss S. M. JUTTE : Can you see pits in gelatinous layers ?

H. E. DADSWELL : In Eucalypt timbers where the fibres have bordered pits there can be seen in the normal layers but not in gelatinous layers.

Miss A. B. BEAKBANE : The distribution of rubbery wood in apples corresponds very closely with that described for various forest trees, with the exception that the bands of nonlignified tissue do sometimes encircle the whole stem in trees affected by rubbery wood. This symptom in *Malus* is due to the presence of a virus disease and it appears that the presence of a virus protein in the cytoplasm has had an important effect on the formation of the cell walls and on the degree of lignification.

Miss S. M. JUTTE : Interest of detecting tension wood on wet surfaces of Poplar wood in the Netherlands. We tried with Chlorzinc-iodide nothing adding anything else; but without results. After preparing the wet (fresh; cut) surface with chlorine water for 1-2 minutes, you can use the chlor-zinc-iodide with result (colour contrast yellow-purple). After that you can use chlor-zinc-iodide without limit to get the bands.

Fotographs from the colouring method Gossypimine - fast green - Clove oil, which is used for testing the macroscopic method. The macroscopic staining method with a solution of Calco condensation red Bx failed when we used it in ultraviolet light, where it must give yellow-blue contrast.

We investigated 500 stems of three Poplar species and we found no correlation between the place of tension wood and excentricity or concentricity of the stem.

Tension wood in the stem of Poplar wood is of interest for the Netherlands : 1) Industry of paper; 2) Industry of matches; 3) Industries of wooden shoes.

Mlle HERVET fait part de la méthode couramment employée au Laboratoire de recherches du Centre Technique du Bois (Paris).

La coloration du bois de tension peut être obtenue en utilisant successivement du bleu de méthylène et du rouge de ruthénium. Ce dernier colorant colore les couches gélatineuses en rouge.

E. W. J. PHILLIPS : 1°) Presence of tension wood has been demonstrated in Ash (*Fraxinus excelsior*) on upper side of leaning stems (unlignified fibres; Spirals (= ? slip planes) which stain with C. Z. I. as in normal tension wood; and no gelatinous layer however).

2°) Tension wood fibres have been found recently in the bark as well as in the wood of branches of beech (*Fagus sylvatica*) — this is in agreement with Dr. DADSWELL's observations on *Eucalyptus*.

3°) This is a remarkable variation between species in their capacity to form tension wood. Thus e. s., it has not been found in *Pyrus*, although has shown by Miss BEAKBANE, an abnormal type of wood (« rubbery wood ») is formed in some varieties of apple. In other spp., e. s. beech, tension wood appears to require little stimulus for its development and is very common.

4°) Recent work at Princes Risborough has thrown some light on the mechanism controlling lignification of the fibre walls and a brief report on this is relevant in view of the fact that lack of lignification is such a significant feature of tension wood.

Examination of ash (*Fraxinus excelsior*) has shown that the springwood fibres are poorly lignified. From CHALK'S work (1930) it is known that this portion of the growth ring is formed before the leaves are produced. On the other hand, the whole of the growth ring next to the pith (i.e. corresponding to the leading shoot) is well lignified: this wood starts to form only after the terminal bud has opened and the leaves expanded. These two observations led to the idea that leaf activity was a causal factor in lignification. To test this hypothesis a vertical shoot of ash was covered with a hood for two periods of about a fortnight during the summer with periods of normal exposure of the leaves in between. A section from this stem was shown in which it was apparent that annuli of unlignified and lignified fibres corresponding with the period of hooding and exposure respectively had been formed. It seems likely that the marked variations in lignification within the species, which was demonstrated long ago (as was its marked correlation with strength properties) depends on the degree of illumination received and is probably bound up with the relative size of the crown, its distance from the part of the stem under consideration and the disposition of the branches. This leads on to the possible prospect of a specification as regards the relative crown size etc. of the ideal tree, being drawn up so that optimum lignification of the wood is obtained.

TABLE ALPHABETIQUE DES AUTEURS

Les noms en petites capitales sont ceux des auteurs dont la communication figure dans le présent volume. Sont imprimés en italiques ceux des auteurs dont la communication est insérée dans le fascicule correspondant distribué avant le Congrès. On trouvera, toutefois, ici, le rappel du titre et les discussions qui ont suivi la présentation de la communication s'il y a lieu.

- | | |
|--------------------------------|--|
| ADAMS (D. F.), 50. | LYNCH (D. W.), 50. |
| ADAMS (M. F.), 50. | <i>Malmstrom</i> (G.), 37. |
| AVRIL (P.), 30. | MANIL (G.), 30. |
| <i>Bartoli</i> (Ch.), 18. | <i>Mariat</i> (F.), 61. |
| <i>Baxter</i> (D. V.), 47. | MARIAUX (A.), 70. |
| <i>Baylis</i> (G. T. S.), 62. | <i>McCormick</i> (J.), 63. |
| <i>Beaucorps</i> (J. de), 30. | MELIN (E.), 57. |
| <i>Bazzigher</i> (G.), 47. | <i>Metro</i> (A.), 30. |
| <i>Bier</i> (J. E.), 49. | <i>Michel</i> (A.), 20. |
| <i>Bjorkman</i> (E.), 26, 49. | <i>Molinier</i> (R.), 17. |
| <i>Boullard</i> (B.), 61. | <i>Mosse</i> (B.), 62. |
| BOUVAREL (P.), 15. | <i>Muhle-Larsen</i> (C.), 4. |
| <i>Buell</i> (F.), 63. | <i>Natividade</i> (J. V.), 8. |
| <i>Chabrol</i> (R.), 20. | NOIRFALISE (A.), 27. |
| CHALK (L.), 80. | NORMAND (D.), 70. |
| <i>Challot</i> (J. P.), 26. | <i>Patton</i> (R. F.), 11. |
| <i>Chardenon</i> (J.), 65. | <i>Pauley</i> (Scott S.), 4. |
| DADSWELL (H. E.), 85. | POMERLEAU (R.), 54. |
| <i>Dimbleby</i> (G. W.), 34. | <i>Pourtet</i> (J.), 26. |
| DUCHAUFOR (Ph.), 34, 38. | PRAVDINE (L. F.), 6. |
| FÉLIX (H. J.), 37. | <i>Prax</i> (J.), 20. |
| FERRÉ (Mlle Y. de), 2. | <i>Prioux</i> (F.), 20. |
| FISCHER (G. W.), 50. | <i>Quantin</i> (A.), 20. |
| FRASER (D. A.), 32. | <i>Richard</i> (J. L.), 19. |
| FUKAREK (M.), 63. | <i>Rieben</i> (E.), 19. |
| <i>Galoux</i> (A.), 20. | <i>Riker</i> (A. J.), 11. |
| <i>Gardner</i> (G.), 63. | <i>Roussel</i> (L.), 27. |
| <i>Grull</i> (H.), 1. | <i>Schmidt</i> (W.), 8. |
| <i>Harley</i> (J. L.), 61. | <i>Schulenburg</i> (A. Fr. v.d.), 5. |
| <i>Hodgson</i> (R. H.), 61. | <i>Ségrétain</i> (G.), 61. |
| <i>Houtzagers</i> (G.), 4. | <i>Seitz</i> (F. W.), 5. |
| HUTCHINS (L. M.), 48. | SHAW (C. G.), 50. |
| JAMBLINNE de MEUX (A. de), 12. | <i>Soegaard</i> (B.), 49. |
| JOHNSON (C.), 50. | <i>Syrach Larsen</i> (C.), 1. |
| <i>Kramer</i> (J.), 61. | <i>Tamm</i> (O.), 37. |
| KUJALA (V.), 65. | <i>Tranquillini</i> (W.), 27. |
| LACHAUSSÉE (E.), 21. | <i>Wahl</i> (I.), 61. |
| <i>Lafond</i> (A.), 30. | WARDROP (A. B.), 85. |
| <i>Langlet</i> (O.), 12. | <i>Wettstein-Westersheim</i> (W. v.), 1. |
| <i>Levisohn</i> (I.), 62. | <i>Wilde</i> (S. A.), 30, 61. |
| <i>Linguet</i> (A.), 20. | |

TABLE DES CHAPITRES

I. — BOTANIQUE FORESTIÈRE GÉNÉRALE

Applications de la génétique à la Sylviculture et au reboisement ..	I
Applications de la phytosociologie à la Sylviculture et au reboisement	17
Phytosociologie et classification des types forestiers tropicaux	26
Bases écologiques de la Sylviculture	26
Données nouvelles en phytopathologie forestière	47
Physiologie des mycorrhizes	57
Communications diverses	63

II. — ANATOMIE DU BOIS

Relation entre la rétractibilité et la structure du bois	70
Origine et influence du bois de tension	85

Pierre ANDRÉ
IMPRIMEUR
244, Bd Raspail — PARIS
Dépôt légal 2^e trimestre 1956
